АКАДЕМИЯ НАУК СССР

IMP. INST. ENT.
— LIBRARY —
20 JUN 1939
SERIAL Ex 447
SEPARATE

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL

ТОМ XVIII ВЫП. 1
VOLUME FASC.

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА ☆ 1939

Library of the
Zoological Institute
of Moscow State
University

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

ВНИМАНИЮ научных работников учреждений и организаций, вузов, техникумов, плановых комиссий, парткабинетов и библиотек СССР

С расширением деятельности научных учреждений Академии Наук СССР из года в год значительно возрастает количество выпускаемых ими трудов.

Чтобы облегчить и ускорить продвижение этих трудов к разнообразным группам потребителей научной книги, **ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР ВВЕЛО В ПРАКТИКУ**

Книжный абонемент,

т. е. порядок **РЕГУЛЯРНОЙ ВЫСЫЛКИ НОВЫХ ИЗДАНИЙ** на основе предварительной заявки абонента, в которой оговорены интересующие его постоянные серии трудов и тематических сборников, выпускаемых научными учреждениями Академии Наук СССР.

Преимущества книжного абонемента

1. Абонемент даст возможность получать все выпускаемые серийные труды **НЕМЕДЛЕННО ПО ВЫХОДЕ ИЗ ПЕЧАТИ.**

2. Научный работник или учреждение, состоящие постоянными абонентами, **ПОЛУЧАЮТ ИЗДАНИЯ** Академии Наук СССР в **ПЕРВУЮ ОЧЕРЕДЬ**, независимо от ограниченности тиража, так как при тиражировании книг их заявки учитываются как твердые заявки потребителей книги.

3. Имея гарантию издательства в получении очередной книги из намеченной серии, **АБОНЕНТ ИЗБАВЛЯЕТСЯ ОТ ПОИСКОВ И ПОТЕРИ ВРЕМЕНИ**, неизбежных при последующем подборе необходимых книг.

4. Постоянным абонентам обеспечено внеочередное выполнение всех их заказов и высылки справок информационно-библиографического характера, а также подбор и высылка всех изданных Академией Наук СССР трудов, **ИМЕЮЩИХСЯ** на складе издательства.

Книги высылаются только наложенным платежом

ПРОСПЕКТ АБОНЕМЕНТНОГО СЕКТОРА с перечнем основных серий и сборников ВЫСЫЛАЕТСЯ по требованию **БЕСПЛАТНО**

Требования следует направлять по адресу:

Москва, Б. Черкасский пер., 2

Абонементному сектору „АКАДЕМКНИГА“

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSCHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН акад. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ
FONDÉ PAR A. N. SEWERZOW

РЕДАКЦИЯ:

Акад. С. А. ЗЕРНОВ (отв. редактор), П. Г. ДАНИЛЬЧЕНКО (зам. отв. редактора)
Л. Б. ЛЕВИНСОН (отв. секретарь)

REDACTION:

S. A. SERNOV (Redacteur en chef), P. G. DANILTSCHENKO, L. B. LEVINSON

ТОМ XVIII

ВЫПУСК 1

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА * 1939

Адрес редакции: Москва, 9, ул. Герцена, 6, Ин-тут Зоологии МГУ,
редакция Зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVIII 1939 г. ВЫП. 1

О ЗАДАЧАХ ЗООЛОГИИ В ТРЕТЬЕЙ ПЯТИЛЕТКЕ

Закончился XVIII съезд Всесоюзной Коммунистической партии (большевиков), работы которого имеют исключительное значение не только для самой партии, для советского народа, но и для всего международного революционного движения.

XVIII съезд подвел исторические итоги героической борьбы нашего народа за период второй сталинской пятилетки.

Вторая пятилетка под руководством коммунистической партии блестяще выполнена. В нашей стране «осуществлена в основном первая фаза коммунизма — социализм» (Сталин). Учение Ленина — Сталина о победе социализма в одной, отдельно взятой стране, претворено в жизнь. Основная историческая задача второй пятилетки — окончательная ликвидация эксплоататорских классов и причин, порождающих эксплоатацию человека человеком,— успешно разрешена. Крупнейшей победой второй пятилетки было завершение технической реконструкции всех отраслей народного хозяйства, в результате которого СССР по уровню техники перегнал передовые капиталистические страны и стоит впереди любого капиталистического государства Европы.

За годы второй пятилетки, на основе новой, передовой техники, гигантски выросли производительные силы советской страны. Социалистическая промышленность в конце второй пятилетки производила продукции на 120 процентов больше, чем в начале второй пятилетки. Социалистическое сельское хозяйство окончательно окрепло. Поднялась урожайность полей. Колхозная деревня стала во много раз богаче, культурнее, нежели деревня единоличного крестьянского хозяйства.

Годы сталинской пятилетки были годами дальнейшего подъема материального и культурного уровня трудящихся. Более чем в два раза выросло народное потребление. В эти годы проведена настоящая культурная революция.

Все эти огромные успехи достигнуты советским народом под руководством коммунистической партии, под руководством товарища Сталина.

Победы не пришли сами. Они были одержаны в упорной борьбе с остатками классовых врагов, с агентурой фашистских разведок — троцкистами, бухаринцами, буржуазными националистами. Разоблачение и уничтожение троцкистско-бухаринских шпионских гнезд фашизма укрепили советскую страну, повысили революционную бдительность партии и народа, еще более сплотили трудящиеся массы вокруг большевистской партии, вокруг непобедимого знамени Ленина — Сталина.

Период между XVII и XVIII съездами партии ознаменован событием всемирно-исторического значения. Чрезвычайным VIII съездом советов в 1936 г. была принята самая демократическая в мире Сталинская Конституция, законодательно закрепившая победу социализма в нашей стране.

Вторая пятилетка ознаменовалась появлением и развитием всенародного стахановского движения — высшей формы социалистического соревнования.

Успешно выполнив второй пятилетний план, СССР вступил «в полосу завершения строительства бесклассового социалистического об-

щества и постепенного перехода от социализма к коммунизму» (Молотов).

Исторический доклад товарища Сталина на XVIII съезде ВКП(б),— этот ценнейший вклад в теоретическую сокровищницу марксизма-ленинизма,— является боевой программой действий большевистской партии, всего советского народа по осуществлению великих задач третьей пятилетки.

С гениальной мудростью и прозорливостью товарищ Сталин разработал учение о строительстве коммунизма, развил и поднял на новую высоту учение марксизма-ленинизма о социалистическом государстве, о кадрах нашей советской интеллигенции, беззаветно работающей на благо своей социалистической родины.

В нашей стране созданы все необходимые условия для того, чтобы успешно разрешить великую историческую задачу, поставленную товарищем Сталиным,— догнать и перегнать и в экономическом отношении в ближайшие 10—15 лет наиболее развитые капиталистические страны.

Основой успехов производственной и строительной программы третьей пятилетки должен быть дальнейший рост производительности труда, укрепление трудовой дисциплины вместе с развитием стахановского движения и социалистического соревнования. Дальнейшее повышение материального и культурного уровня трудящихся нашей страны является одной из коренных задач третьей пятилетки. Уровень народного потребления в третьем пятилетии будет повышен в полтора-два раза. Будет осуществлен крупный шаг вперед в деле поднятия культурно-технического уровня рабочего класса к уровню работников инженерно-технического труда.

С величайшим подъемом и единодушным одобрением весь советский народ встретил исторические решения XVIII съезда партии и с огромным энтузиазмом расширяет социалистическое соревнование за выполнение третьей пятилетки.

Одна из особенностей нынешнего соревнования состоит в том, что с особенной активностью в нем участвует советская интеллигенция. Инженеры, техники, агрономы, учителя, врачи, артисты, ученые вступают в соревнование, добиваются новых успехов и тем еще раз демонстрируют свою преданность партии.

Биологи Советского Союза выполняг свою ответственную часть работы по осуществлению третьей сталинской пятилетки.

Борьба за марксистско-ленинское мировоззрение, борьба за дарвинизм — основная теоретическая задача биологов Советского Союза и основное условие дальнейшего успешного развития биологии.

Работа по развитию дарвинизма, борьба со всеми антидарвинистическими лженаучными теориями, со всеми расистскими «теориями» — такова одна из актуальнейших задач биологов Советского Союза.

Не менее актуальной задачей является широкая популяризация основных научных достижений биологии, содействующих борьбе с пережитками капитализма в сознании людей — строителей коммунизма в СССР.

Решения XVIII съезда ВКП(б) определяют качественную и количественную стороны работы советской зоологии.

За годы третьей пятилетки необходимо «повысить народное потребление в полтора — два раза» (Молотов). Осуществление этой задачи делает необходимым, наряду с другими, широкий рост зоологических исследований, которые в конечном итоге обслуживают запросы народного потребления (пищевые продукты, товары широкого потребления, промышленное сырье). Кратко сформулируем некоторые актуальные проблемы, стоящие перед советской зоологией.

Одной из задач является изучение животного фонда нашей страны как элемента естественных производительных сил, используемых народным хозяйством Советского Союза.

Советская зоология должна решительнее отходить от формального описания и каталогизации фауны вообще, от исследования случайных, изолированных и разрозненных вопросов. Окончание составления и публикации «Фауны Союза ССР» не столько цель советской зоологии, сколько средство для постановки и проведения зоологических исследований того типа, который диктует нам третья пятилетка. В «Фауне Союза ССР» должны найти свое отражение те требования, которые предъявляет к зоологии хозяйство Советского Союза. Она должна носить не сугубо систематический, а по возможности и широко биологический характер с тем, чтобы ее можно было использовать для углубленных исследований по вопросам, которые ставит перед зоологией хозяйство Советского Союза.

В «Фауне» должны быть в первую очередь отработаны те группы животных, которые имеют или могут иметь наибольшее хозяйственное значение, и освещены прежде всего те районы, на хозяйственное развитие которых делается упор в третьей пятилетке.

Одной из важнейших проблем является наиболее полное освоение, а в целом ряде случаев и создание биологических сырьевых ресурсов наших морских и пресноводных водоемов.

Третьей пятилеткой предусматривается более полное использование биологической продукции наших водоемов, в первую очередь их рыбной фауны. «Решительно преодолеть отставание рыбной промышленности...», «...увеличить морской рыболовный флот...» (Молотов). В этой работе зоологи должны принять самое непосредственное участие. Более того, успех здесь зависит в значительной мере от дальнейшего развития и правильного направления работы советской биологии и зоологии.

Гидростроительство на Волге, Кубани, Дону неизбежно вызовет изменение гидрологического режима этих рек и Каспийского и Азовского морей, что без соответствующих мероприятий может отразиться на фауне, в частности ценной промысловой фауне этих морей.

Все это ставит перед советскими зоологами ряд серьезных проблем, разрешение которых должно содействовать увеличению наших рыбных богатств.

Сооружение плотин по рекам Советского Союза влечет за собою возникновение обширных новых водоемов-водохранилищ. Работы надо поставить так, чтобы повлиять в первые этапы образования новых водоемов на характер их фауны, на подбор в ней возможного и нужного ассортимента форм, на создание условий, максимально благоприятствующих продуцированию в водоеме хозяйственно-ценных объектов.

Предусмотренное в третьей пятилетке увеличение морского рыболовного флота потребует от зоологов Советского Союза углубленных исследований по фаунам наших северных и дальневосточных морей, по выявлению новых объектов для промышленного использования, по разработке мероприятий, обеспечивающих наилучшие условия их воспроизводства.

Развитие строительства в восточных и дальневосточных районах Союза и хозяйственный подъем национальных республик влечет за собой необходимость при планировании зоологических исследований в Союзе обеспечивать исследования этих, иногда мало обжитых, областей в первую очередь, с тем чтобы фаунистические фонды и возможности этих районов были ясны и могли быть с достаточной полнотой использованы хозяйством.

Необходимо развить и усилить работу по изучению распределения животных в Союзе, в частности создать карты распространения пуш-

ных зверей, паразитов, вредителей с.-х. растений и т. д., и работу по региональной лимнологии, т. е. выяснению типов и распространению пресноводных водоемов.

Принцип комплексного развития хозяйства, приближение промышленности к источникам сырья и районам потребления, обеспечение крупных городов Союза продовольствием из близлежащих местностей — ставят перед советской зоологией вопрос об исследовании фауны и реконструкции водоемов внутренних наиболее важных в экономическом отношении районов Союза ССР.

Должны широко разрабатываться пути и методы реконструкции нашей промысловой фауны с целью повышения ее продуктивности.

Проблема повышения урожайности требует от зоологов Советского Союза усиления работы по борьбе с вредителями с.-х. растений, по изысканию биологических форм борьбы с этими вредителями, по определению профилактических мероприятий, предохраняющих с.-х. растения от вредителей. Должны быть широко развернуты работы по исследованию паразитов с.-х. животных и по изысканию методов профилактики и борьбы с ними. В применении к задачам животноводства должна быть развернута работа по изучению диких форм, близких к домашним животным, с целью выяснения возможности их доместикации и скрещивания с последними для улучшения пород.

Борьба за здоровье трудящихся обязывает зоологов усилить свою работу по изучению фауны паразитов и носителей различного рода заболеваний человека, особенно переносчиков вирусных заболеваний, по нахождению методов профилактики и обоснованию путей борьбы с ними. Зоология должна еще теснее связаться с медициной.

Для успешного решения всех поставленных выше проблем необходимо резко усилить роль экологических, в частности эколого-физиологических работ.

Таковы некоторые из основных вопросов, которые должны стоять перед советскими зоологами в третьей пятилетке. Решение этих вопросов, на основе единства теории и практики, должно быть основной задачей советских зоологов.

Советская власть создала исключительно благоприятные условия для развития науки и культуры. Советские зоологи справятся с почетными задачами, которые ставит перед ними третья сталинская пятилетка развития народного хозяйства Союза ССР, и покажут себя настоящими передовыми учеными.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVIII 1939 г. ВЫП. 1

СОВРЕМЕННАЯ ЗООЛОГИЧЕСКАЯ СИСТЕМАТИКА, ЕЕ ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ И ПРАКТИЧЕСКИЕ ЗАДАЧИ

С. Я. Парамонов
Зоологический Музей Академии Наук УССР

Кризис, переживаемый современной систематикой, длителен и глубок. Если до недавнего времени о нем говорили и писали мало, то это вовсе не означает, что его не существовало. Он подготовлялся, как мы увидим ниже, долго, исподволь, десятилетиями и только в последние годы настолько определился, что о нем заговорили громко, а в печати по этому поводу появились высказывания целого ряда солидных ученых.

Более того, кризис этот приобрел уже столь острую форму, что отозвался на ряде теоретических и практических дисциплин, связанных прочными связями с систематикой. Выяснилось, что замедление развития систематики вредно отражается и на их развитии. Таким образом вопрос о положении систематики не является частным вопросом, а перерастает в крупный теоретический вопрос всей биологии.

В чем заключаются основные причины этого кризиса? Причин, вообще говоря, очень много, но они могут быть разбиты на три основных рубрики:

1) систематика чрезвычайно отстала в разработке своих теоретических основ;

2) систематика, созданная задолго до победы идей эволюции, несет на себе тяжесть прошлого, выражающуюся в том, что во многих случаях эволюция принята скорее формально, чем по существу;

3) систематика до сих пор не оформилась достаточно как наука, ее объем, задачи, пути не приобрели еще достаточной определенности.

Чтобы высказанные выше причины кризиса в систематике не носили характера догматических утверждений, а с другой стороны, чтобы наметить пути для преодоления этого кризиса, рассмотрим более подробно естественно возникающие вопросы: 1) в каком состоянии находится современная зоологическая систематика, 2) каковы причины, обусловившие ее сравнительно медленное и недостаточное развитие, 3) каковы новые методы и пути современной систематики, 4) каковы ее насущные задачи, 5) каково теоретическое и практическое значение систематики в ее новом понимании и наконец 6) каковы наши организационные задачи в деле развития указанной дисциплины.

Современное состояние зоологической систематики

Современная зоологическая систематика находится в весьма неудовлетворительном состоянии. Как это ни странно, но та дисциплина, задачи которой заключаются в систематизации, страдает тем основным недостатком, что в своих основах она сама в достаточной степени не систематизирована. В настоящий момент это обстоятельство является тормозом для развития указанной дисциплины.

Если мы обратимся к оценке количественных успехов систематики, то увидим, что положение дела не является блестящим. Если, скажем, в географии мы имеем почти полный охват предмета изучения (остались неисследованными и ненанесенными на карту только очень незначительные участки земного шара), то в систематике дело обстоит гораздо хуже. Несмотря на то, что количество описанных видов животных в настоящее время уже превысило миллион (по подсчетам Вальтера Горна количество одних описанных насекомых достигает 750.000), подсчеты авторитетных ученых говорят, что количество оставшихся неописанными животных превышает количество описанных по крайней мере в несколько раз и что остается описать еще от 4 до 9 миллионов видов.

Не следует думать, что увеличение числа описанных видов идет только за счет мелких животных, хотя абсолютное число их действительно значительно превышает число крупных, все же и до сих пор даже среди позвоночных животных находятся крупные, еще вовсе неизвестные науке формы. За последние десятилетия из млекопитающих, например, описан новый род из однопроходных — Platypus из Австралии, сравнительно хорошо изученной в отношении своих млекопитающих. На Новой Гвинее открыта синяя райская птица, одна из эффектнейших птиц, существующих в настоящее время; из рептилий стал известен гигантский варан (Varanus commodoënsis), найденный на одном из мелких островов Индо-Малайского архипелага. Перед этим гигантом наши доселе считавшиеся крупными и действительно довольно крупные вараны могут считаться совершенными карликами; из рыб в Тихом океане описан громадный скат и т. д.

Подобные примеры отнюдь нельзя считать исключением, да и самое количество их значительно больше. Стоит только порыться в соответствующей литературе.

Не следует также думать, что открытия новых видов и родов касаются исключительно отдаленных уголков земного шара,— даже фауна Западной Европы обогащается ежегодно новыми формами из различных групп животных; в фауне Средней Европы, например, найдено недавно новое семейство планарий.

Нельзя не отметить также того обстоятельства, что отставание систематики животных в смысле количественного их охвата касается в одинаковой мере как групп, имеющих большое положительное или отрицательное значение для самого человека или его хозяйства, так и для групп, не имеющих такового.

Таким образом количественно фауна земного шара известна нам только в общих чертах, а не детально.

Если мы обратимся к качественной оценке проделанной систематиками работы, то и здесь положение дел не блестяще. Многие виды описаны совершенно недостаточно, например, известен всего один пол животного, животное описано по одному или немногим экземплярам и, следовательно, описание не охватывает всей амплитуды индивидуальных колебаний. Очень часто возрастные отличия совершенно неизвестны. Ювенальные стадии при всем их подчас исключительно большом значении часто вовсе не изучены. Наконец, в каждой группе имеются загадочные виды, описанные большей частью старыми авторами, о которых мы ничего не знаем, кроме нескольких сжатых, почти ничего не говорящих строк, а местопребывание типа или типов, по которым было сделано описание, остается неизвестным. Конечно, обоснованность подобных видов или их положение рано или поздно выясняется, количество таких видов incertae sedis уменьшается, однако темп этого выяснения никак нельзя считать удовлетворительным. Плохо дело обстоит и с довольно полными описаниями вследствие того, что они с течением

времени стареют. Применение оптического инструментария нового типа значительно увеличивает количество подробностей, видимых исследователем, последние выявляют новые признаки и позволяют более тонко различать виды. Нередко выдвигаются новые органы как основа для описания, что влечет за собой иногда полный переворот в систематике известных групп; так, например, описание генитального аппарата у насекомых намного увеличило количество известных видов. Сплошь и рядом считавшийся изменчивым вид при детальном изучении генитального аппарата оказывается распадающимся на ряд мало изменчивых, но близких друг к другу по внешности видов.

Таким образом и с качественной стороны описания современной систематики мало удовлетворительны, и в этой области еще предстоит громаднейшая работа.

Недостаточно, однако, располагать подробными и точными описаниями, необходимо иметь определительные таблицы, дающие возможность быстро, легко и точно определить его. Для некоторых стран Средней Европы подобные таблицы частично существуют, но только немногие группы животных в них разработаны так, что определить их представителей можно с достаточной полнотой.

Остается один путь — обращаться к монографиям. Последние, однако, также не успевают за стремительным движением науки; едва выйдя в свет, они уже устаревают и требуют дополнений. То же самое относится к так называемым «фаунам» — трудам, охватывающим совокупность животных какой-либо местности. Обычно первый том «фауны» безнадежно устаревает к моменту выхода последнего, чаще же всего подобные труды из-за громоздкости обрываются, не увидав конца.

Громадным тормозом является отсутствие для многих групп так называемых каталогов видов, содержащих, помимо перечисления всех когда-либо описанных видов данной группы, также библиографические указания.

Анализируя состояние современной систематики, нельзя пройти мимо вопроса и о так называемой синонимике. Несмотря на всю справедливость закона приоритета, применение его на практике сыграло скорее отрицательную, чем положительную роль. Постановления международных зоологических конгрессов обязывали считать законными и применять только названия, удовлетворяющие правилам приоритета. В результате множество названий, не только укоренившихся в науке, но и широко известных в практической жизни, оказалось недействительным. Обычнейшие вредители сельского хозяйства переменили свои названия. Это было бы еще полбеды, если бы перемены эти были окончательными. Достаточно вспомнить ту эволюцию, которую проделали в названиях такие животные, как луговой мотылек, озимая совка, непарный шелкопряд и прочие, изменившие не только свое родовое, но и видовое название, чтобы понять, какую путаницу вызвала такая замена. Здравый голос многих специалистов, настаивавших на необходимости опубликования списков наиболее укрепившихся названий животных с тем, чтобы они были изъяты из-под действия закона о приоритете, не был услышан; хотя проекты подобных nomina conservanda и были опубликованы в различных местах,— утверждения они не получили. Между тем, ревнители закона о приоритете дошли в своем рвении до того, что превратили выискивание старых, всеми позабытых, помещенных в редчайших изданиях, названий в своего рода спорт.

Настроенные педантически люди могут, конечно, настаивать на необходимости придерживаться буквы закона; однако, пример, приводимый Ошаниным в одной из его работ, повидимому, должен был бы заставить умолкнуть даже педантов. Оказывается, что установление старейшего наименования наталкивается на громаднейшие трудности и под-

час бывает столь запутанным, что решение вопроса является почти невозможным. Ошанин приводит пример, когда один крупнейший специалист по полужесткокрылым в течение десяти лет каждый раз на основе соответствующих параграфов международного кодекса номенклатуры восемь раз менял название одного и того же семейства полужесткокрылых. Можно себе представить, какая путаница получилась в результате такого ревнивого и «бережного» отношения к науке! Это бессмысленное спортсменство, к сожалению, имеет приверженцев и у нас в Союзе: в пылу усердия они из корыта вместе с водой выплескивают и ребенка.

Подобная работа, конечно, не может быть названа производительной, а ученость, построенная на подобных принципах, настоящей ученостью.

Коснувшись элементов псевдоучености в современной систематике, нельзя не упомянуть о другом аналогичном примере. Как известно, животное, послужившее для новоописания, называется типом. В некоторых случаях желательно отмечать, что вид описан по одному или нескольким экземплярам, принят ли за основу один экземпляр (голотип) или описание сделано на основании суммарного изучения многих экземпляров и т. д. Таким образом создались термины голотип, котип, паратип и т. д. Однако некоторые авторы, особенно американцы, стали отмечать в специальных названиях такие подробности, касающиеся типа, что создалась целая «наука» для расшифровки подобных «сокращений». В работе, которой мы пользуемся ниже, приведены уже 233 термина, чтобы получить полное представление о практичности и научности таких терминов достаточно привести один (к счастью еще неупотребленный), но составленный по всем правилам и отражающий известные подробности — paraadelphoalleoparaandrolipomimoparaedoeptype. Комментарии излишни.

Следует также принять во внимание, что помимо морфологических моментов в описании животных фигурируют и иные, именно географические, биологические, экономические. Этим моментам, к сожалению, уделяется значительно меньше места.

Только в последние десятилетия важность географического распространения для самой систематики осознана в достаточной мере. Географический момент является весьма ценным критерием для обоснования некоторых таксономических единиц. В силу этого географическому распространению теперь уделяется значительно больше внимания; расплывчатые указания вроде «Asia media» или «Rossia meridionalis» теперь считаются абсолютно недопустимыми.

Больше внимания уделяется биологии видов, однако при характеристике мелких таксономических единиц биологический принцип (понимая это в широком значении) применяется мало и недостаточно четко выделен в формулировках мелких таксономических единиц; между тем именно здесь лежит та область, которая может послужить мостом между в достаточной мере формальной и абстрактной систематикой и практическими дисциплинами (генетика, пушное дело, медицина, ветеринария) [1].

До сих пор мы обсуждали положение современной систематики, касаясь двух ее разделов, носящих узко специальный, не теоретический, характер — именно диагностики и номенклатуры. Помимо этих технических моментов имеются еще два раздела: таксономия и классификация, которые представляют собой теоретическую сторону систематики. И эти отделы далеко не в блестящем состоянии.

---

[1] Системе низших таксономических единиц нами посвящено несколько статей, которые мы предполагаем скоро опубликовать.

Если мы обратимся к понятию вида, этой основной единицы систематики, то увидим, что, несмотря на сотни более или менее удачных формулировок, ни одна из них не пользуется всеобщим признанием. Как вследствие неясности самого понятия, так и в силу иных причин, различные авторы по-разному оценивают виды; там, где один видит единицы, другой видит десятки и даже сотни их. Таким образом основное мерило на практике оказывается не однозначным; таким же оказывается оно и в теории, ибо никто еще в достаточной степени не выяснял тождественности видов в орнитологии, энтомологии или протистологии.

Если бы даже наш скепсис в этом отношении и не оправдался, то все же позволительно спросить, можно ли спокойно строить столь грандиозное здание на материале, строительное сопротивление которого не испытано? Обратимся ли мы к таксономическим единицам выше или ниже вида, мы и здесь видим полный произвол в толковании понятий, а отсюда путаницу и напрасную трату сил и времени на практике.

Если среди таксономических единиц выше вида мы наблюдаем известную стройность, то единицы ниже вида характеризуются необыкновенной путаницей и разнообразием. Хаос, создавшийся в этой области, привел к тому, что многие вообще разуверились в целесообразности мелких таксономических единиц и готовы их чуть ли не вовсе отбросить.

Итак, мы можем констатировать, что, если таксономические единицы указывают степень кровного родства, генетической близости, то шкала этой близости разработана неудовлетворительно, эталон для измерения в этой области — вид — далеко не удовлетворяет требованиям современной науки в точности.

В классификации мы имеем не менее блестящие образчики бессистемности и произвола. Достаточно будет указать, что почти во всех каталогах видов последние распределены не по группам их генетической близости, а по... алфавиту; возможно, что это является большим удобством, но где же тогда научная оценка фактов?

То же самое видим мы и в распределении родов в семействе. Составители каталогов, в которых отражена система данной группы, ставят пользующегося лицом к лицу с голым фактом. Чем руководились они при распределении родов именно в таком порядке, остается неизвестным не только здесь, в каталоге (где это может быть продиктовано соображениями экономии места), но и вообще.

Не регламентированы буквально ничем взаимоотношения вида и подвида, рода и подрода, семейства и подсемейства, все это устанавливается так называемым «чутьем» систематика. Само собой разумеется, что при таких условиях научная объективность не всегда находится на достаточной высоте.

Генетические отношения групп различной таксономической ценности обычно изображаются в виде генеалогических деревьев или иными графическими способами. Недостатком этих способов является отсутствие какой-либо точности или ясных критериев при построении.

Подробный анализ современного состояния систематики мог бы выявить еще ряд пунктов, рисующих неудовлетворительное состояние указанной дисциплины. Однако уже приведенного вполне достаточно для того, чтобы составить себе довольно ясное представление о положении дел. Естественно возникает вопрос, какие причины обусловили такое состояние и имеется ли надежда на улучшение.

Причины, обусловливающие сравнительно медленное и недостаточное развитие систематики

Главнейшей причиной, обусловливающей недостаточное развитие зоологической систематики, является, конечно, подавляющее количество видов, родов и прочих как высших, так и низших таксономических единиц, которые необходимо описать.

При таких условиях, когда исследователь торопится захватить своим изучением быстро меняющийся животный лик земли, когда биология и географическое распространение их приковывают в значительной мере его внимание, ясно, что выполнение задачи систематики не может быть осуществлено очень скоро. Исследователь подавлен количеством материала, ему некогда взглянуть критическим оком на здание, над постройкой которого он трудится.

Второй основной причиной является отсутствие мероприятий в международном масштабе, обеспечивающих унифицированную систему таксономических единиц, быстрое и окончательное решение организационных вопросов, создание справочников, не растянутых выходом в свет на десятки лет, и т. д.

Ни в одной из дисциплин так не нужна работа в международном масштабе, как в систематике. Уже одно то обстоятельство, что латинские названия животных являются общими для всех народов, говорит в пользу необходимости действенного международного сотрудничества в этой области. Между тем результаты некоторых совместных работ в международном масштабе ясно говорят, что важность этого вопроса совершенно не учитывается.

Крупнейшим по значению, но, к сожалению, очень нерешительным и небольшим по объему шагом было создание кодекса международных правил зоологической номенклатуры. Уже одно то обстоятельство, что кодекс создавался чуть ли не десятки лет, говорит само за себя. На многих пунктах кодекса лежит отпечаток нерешительности и чрезмерной «дипломатичности» в отношении удовлетворения желаний всех наций и групп ученых. Кодекс страдает отсутствием категоричности во многих, казалось бы, совершенно ясных и неоспоримых пунктах. Так, например, предложение писать все видовые и подвидовые названия с маленькой буквы в том случае, если вид посвящен какому-нибудь лицу, сформулировано в виде рекомендации, а не предписания.

Другое начинание международного характера — это мнения (Opinions) международной номенклатурной комиссии по поводу трудных и запутанных вопросов номенклатуры, которые комиссия публикует время от времени в изданиях Смитсониановского института. Эти решения касаются главным образом мелких вопросов, публикуются на одном только английском языке, что ограничивает значительно круг читателей, наконец, это издание очень мало распространено и даже в кругах специалистов не пользуется большой популярностью и вообще известностью.

Ни в одной из зоологических дисциплин так остро не чувствуется необходимость вмешательства государства, как в области систематики. Нигде отсутствие централизации сведений, координации действий так сильно не вредит, как в систематике. У нас в Союзе многое в систематике в своей бессистемности, пассивности находится в кричащем противоречии как с другими дисциплинами, так и с темпами жизни, и нужно надеяться, что наши ученые сделают необходимые решительные и твердые шаги, чтобы придать этой дисциплине и бо́льшую жизненность во всех смыслах и бо́льшую научность.

Третьей чрезвычайно важной причиной отсталости систематики является неверная трактовка роли этой науки, а отсюда и слабое

развитие ее теоретических основ. На систематику долгое время смотрели не как на науку, а как на некоторую сумму технических приемов, навыков, каковые, очевидно, не требовали, по мнению сторонников этого взгляда, теоретического обоснования. Отсюда отсутствие серьезных руководств по систематике.

Здесь следует сразу же оговориться. Те курсы систематики позвоночных или беспозвоночных, которые существуют в достаточном количестве, не есть то, что требуется, — это курсы системы животных, а не их систематики. Систематика и система не синонимы. Систематика — это наука со своими специфическими задачами, с характерными для нее принципами, методикой, техникой, терминологией, номенклатурой, своей историей, своими единицами измерения и сравнения и т. д.

В этих курсах иногда нет ни одного слова о том, что такое вид. Естественно, что развитие теоретических основ при таких предпосылках далеко не обеспечено.

Не последнюю роль в отставании систематики сыграло количество и качество систематиков. Несмотря на то, что систематики представлены целой армией работников, количество их недостаточно. Кроме того, не следует забывать, что систематика создавалась и создается в значительной мере силами любителей.

Трудно подсчитать, какие колоссальные количества энергии и средств вложены многотысячными массами диллетантов в добывание научного материала, хранение его и отчасти научную обработку. Под добывание научных коллекций, под организацию разных экспедиций и прямо и косвенно любителями была подведена солидная материальная база. Достаточно взглянуть хотя бы на группы насекомых, которые являются излюбленными объектами любителей (например, жуки, бабочки), и на неявляющихся таковыми (мухи, прямокрылые), чтобы видеть разницу в богатстве материалов по этим группам в продаже, обмене, вообще в фондах. Из многих любителей выработались хорошие специалисты.

Однако, любительство принесло не мало и вреда. Ошибки диллетантов в силу специфики систематики не отметались просто, а фиксировались в архивах науки, и каждое серьезное исследование не могло не коснуться вновь этого балласта.

Сравнительная легкость узкой специализации подчас служила благодарной почвой для развития чисто личных интересов, выдвижения собственной персоны на первый план при описании новых форм, что абсолютно ничем не регламентируется и не контролируется; это позволило развиться некоторым болезненным явлениям,— известному рекордсменству в описании новых форм (часто в сущности только индивидуальных вариаций).

Погоня за славой приводила к крайне уродливым формам. Ярким примером этого может служить проф. Штранд, специализировавшийся в последнее время на присвоении названий животным, которых он даже в глаза не видал. Просматривая ряд справочников и устанавливая, что название данного животного уже преоккупировано, Штранд немедленно присваивал ему новое название, которое часто немедленно отходило в синонимы, ибо животное-то, оказывается, было давным давно описано под третьим еще более старым названием. Зато, кажется, нет группы животных, в которых не было бы форм, «описанных» Штрандом. Дело доходило до того, что, будучи редактором Archiv für Naturgeschichte, осуществляя право редактора, Штранд проделывал такие вещи. Автор, анализируя взаимоотношения некоторых форм, приходил к заключению, что такая-то форма представляет собой тип личных уклонений и названия не заслуживает;

Штранд, не имевший представления, что это за животное, делал сноску и писал: «а я называю его так-то». Естественно, что в результате подобных действий в журналах происходила острая, подчас переходящая нормальные границы, полемика, отягчавшая только внимание читателей и не дававшая достаточно реального результата. Впрочем в отношении лично Штранда в настоящее время приняты некоторые меры, исходящие от целого научного общества.

Недостаточно быстрый и действенный отпор подобным личностям чрезвычайно характерен для положения дел в систематике.

Если не считать любителей, то систематиков-ученых, работающих в научных учреждениях, остается не так много.

Новые методы, пути и задачи современной зоологической систематики

Зоологическая систематика переживает сейчас переходный период. Один из этапов ее развития почти закончен, и она вступает в следующий, характеризующийся новыми методами исследования, новыми задачами, которые она себе ставит. В связи с этим необходима коренная ее перестройка, изменение ее места среди других зоологических дисциплин.

Чтобы лучше представить ту ступень, на которую собирается подняться систематика, не бесполезно будет коротко взглянуть на тот путь, который она уже прошла.

Систематика является, надо полагать, одной из наиболее старых биологических дисциплин, ибо уже первобытный человек, давая животным и растениям названия, производил известную систематизацию, разумеется, в весьма примитивной форме.

Первым методом, которым пользовалась систематика, был метод сравнения внешней формы — метод морфологический. Сходство по внешности давало основание для создания известных названий животных, которые и объединялись таким образом в некоторые первичные таксономические единицы. Этот метод являлся и является до сих пор самым главным методом в зоосистематике.

Однако еще в глубокой древности были внесены существенные коррективы в отношении указанного метода применением еще двух методов. Уже в древней Греции применялся метод изучения внутренней формы животных — метод анатомический. Наконец, параллельно с указанными методами развивался еще третий метод изучения изменений животных по мере их роста, метод, который связывал в одну непрерывную цепь родителей и потомство, несмотря на подчас чрезвычайные изменения формы в онтогенезе.

Эти три метода составляли и составляют основу наших знаний в области систематики. До эпохи Возрождения только сравнительно небольшое количество животных было изучено с применением указанных трех методов, большинство форм было классифицировано только по внешним признакам.

От эпохи Возрождения и до Линнея систематика не обогатилась никаким новым методом, который оказал бы большое влияние; только развитие оптики расширило границы области, которую надлежало изучить.

Чем важнее для человечества была та или иная группа животных, тем больше методов применялось к ней. Эпоха Линнея мало дала в отношении методов,— Линней дал лишь рациональную систему фиксирования результатов, полученных применением указанных методов.

За период времени от Линнея до Дарвина постепенно пробивали себе дорогу еще два важных метода: палеонтологический и эмбриологический. Применение этих методов дало очень много для клас-

сификации крупных таксономических единиц; впрочем до выхода в свет «Происхождения видов» факты, найденные палеонтологией и эмбриологией, оставались только фактами, и только идеи Дарвина сразу объединили и осветили их; под эти методы была подведена солидная теоретическая база. Систематика сделала громадный и теоретический и практический шаг вперед; с этого момента система животного царства стала изучаться в историческом разрезе. Нужно отметить, однако, что многое в систематике еще до сих пор не в достаточной мере отражает идеи Дарвина.

Все дальнейшее развитие систематики было связано с указанными пятью методами; если в той или иной области время от времени применялись и иные методы, то значение их было недостаточно заметным, а влияние ограничивалось только той областью, в которой новые методы были впервые применены.

Современная систематика характеризуется применением значительного числа новых методов, причем удельный вес этих методов заметно растет. Если каждый из них и не завоевал еще очень видного места, то в сумме употребление их оказало и оказывает уже громадное влияние на систематику,— последней не только приходится считаться с ними, но и перестраивать свои основы, чтобы итти в ногу с современностью. Эти методы вносят значительные коррективы в выводы, полученные обычными методами, решают подчас неразрешимые при помощи последних вопросы, вносят значительно большую точность.

Интересно отметить, что новые методы выдвигаются и разрабатываются часто вовсе не систематиками, а представителями наук, часто довольно далеких от нее. Нет, однако, никакого сомнения, что сами систематики скоро возьмутся за разработку этих методов, за широкое их применение. Доказательством этого служит положение дел в систематике растений, в которой применение новых методов приняло значительно большие размеры, чем в систематике животных. Не имея возможности за недостатком места с достаточной подробностью остановиться на сути и результатах, добытых новыми методами (для этого нужен целый ряд статей), остановимся на них только самым кратким образом.

В первую очередь следует упомянуть несколько методов химических. Выясняется (см. работы школы акад. Вернадского), что уже анализ химических элементов или простых химических соединений в животных организмах дает ценные сведения для систематика. Некоторые виды или группы их прекрасно характеризуются присутствием или отсутствием известных элементов, причем иногда даже ничтожные их количества дают твердую опору для выводов систематика. Существуют, например, животные, аккумулирующие из морской воды ванадий, кремний и т. д. В крови одних моллюсков мы находим железо, других — медь, третьих — марганец. Ясно, что присутствие этих элементов связано с их историей, что эти факты могут при соответствующей обработке бросить свет на минувшую историю организма. Данные химического анализа дают, однако, не только данные сравнительно узкого характера, но и годны для самых широких построений, рисующих эволюцию химических элементов в животных организмах в целом (работы Виноградова и др.).

Немало интересного может дать анализ веществ сложного молекулярного строения в животных организмах, и здесь такие вещества, как алкалоиды, белки, жиры и т. д., могут дать много для теоретических построений. В ботанике на основании изучения подобных веществ сформулированы некоторые законы химической эволюции веществ (законы Л. С. Иванова), которые повидимому целиком могут быть перенесены и на животный мир (см. также работу Благовещенского).

Очень близки к химическим методы, которые могут быть названы

физиологическими. Важную роль среди них играет метод серодиагностический.

В результате вскрывается генетическая близость различных видов или групп последних, причем количество получаемого в пробирке осадка может служить качественным показателем этой близости.

Под физиологическим методом мы понимаем метод, учитывающий ход и смену процессов, совершающихся в организме.

Близко к последнему стоит метод, который мы предложили назвать хроногнозиальным; этот метод учитывает время течения различных процессов: продолжительность жизни, длительность всевозможных других процессов, начиная с эмбрионального роста и кончая быстротой прохождения нервного тока, короче говоря всего того, что связано с временем.

Громадное, до сих пор все же в недостаточной мере учитываемое, значение имеет метод географический. Несмотря на то, что он обратил на себя значительное внимание уже 2—3 десятилетия тому назад и что элемент географии сейчас включен в характеристику таких единиц, как вид и подвид, изучение размещения организмов в пространстве должно быть значительно углублено и естественно много даст для систематики.

Мало употреблялся и вообще мало разрабатывался биометрический метод, хотя значение вариационной статистики для систематики давно уже было доказано рядом прекрасных работ. Метод этот особенно ценен в деле установления низших таксономических категорий,— он позволяет схватывать то, что недоступно даже изощренному глазу опытного систематика. К сожалению, хотя метод этот достаточно разработан с математической стороны, со стороны теории систематики многое еще нуждается в разъяснении, доработке; именно не выяснена та грань, которая отделяет одну категорию от другой, т. е. не разрешена еще задача чисто объективной оценки какого-нибудь комплекса низших систематических единиц.

В силу отсутствия правильной теоретической постановки для решения некоторых систематических вопросов некоторые результаты, полученные при помощи этого метода, вызывают сомнения; так, например, сомнительна попытка доказать методом вариационной статистики реальность высших таксономических единиц. Впрочем дело здесь не в недостатках самого метода, а в том, что недостаточно точно доказана его безупречная применимость для всех целей биологии. Здесь еще непочатый край для работы[1].

Мало применялся другой, близкий биометрическому методу, метод статистический. Оказывается, что подсчет видов в разных родах в какой-нибудь группе дает возможность получить интереснейшие кривые, которые отражают не только взаимоотношения различных групп друг к другу, но могут включать в себе и элементы зоогеографии, что в свою очередь позволяет судить о центрах и путях возникновения тех или иных групп.

Экологический (или, вернее, этологический) метод вносит подчас также ценные штрихи в общую картину.

Огромное значение должен приобрести в ближайшее время метод гибридологический. Именно он может дать возможность глубоко проникнуть в физиологию видов, вскрыть их действительную отдаленность или близость.

К этому методу экспериментального характера тесно примыкает метод, который может быть назван собственно экспериментальным; при его помощи можно узнать, имеем ли мы дело с длительной моди-

---

[1] Более подробно мы предполагаем еще остановиться на этом вопросе в будущем.

фикацией или действительным видом, наследственна ли та или иная низшая таксономическая единица. Известно, например, что на острова Фиджи завезена европейская весьма обычная цветочная муха Syrphus corollae; несмотря на весьма незначительный срок (100—150 лет) здесь образовался новый подвид Syrphus corollae vitiensis Bezzi, отличающийся от типичного некоторыми чертами, сходными с другими родами и видами цветочных мух указанных островов. Естественно, что перенос нового подвида в европейские условия (чрезвычайно простой технически) дал бы интересные указания на сущность этого подвида и на потенции типического подвида.

Следующий метод мы предлагаем назвать методом конфронтации (прежде мы неудачно назвали его методом констелляции). В иностранной, особенно английской, литературе он носит название метода «хозяина-паразита» («host-parasite methode»); однако последнее название охватывает более узкое понятие, чем метод конфронтации, ибо не охватывает взаимоотношений растений и животных.

Метод этот основан на сопоставлении данных, касающихся хозяина и его паразита, растения и животного — монофага; иногда сопоставление этих данных дает редкие по своей доказательности решения проблем, касающихся места происхождения той или иной группы, путей расселения их и т. д. Вместе с тем легко выясняются сухопутные связи между материками, существовавшими в минувшие геологические эпохи. Интересные многочисленные примеры собраны в работах Майнарда Меткафа; о взаимоотношении тлей и хозяев-растений имеется ряд статей А. К. Мордвилко, имеющих большой интерес как образчик решения проблемы.

Выше мы упомянули о морфологическом методе как о классической его форме. В настоящий момент он дал ряд обособившихся ветвей, заслуживающих быть отмеченными как отдельные методы.

В первую очередь здесь следует сказать о методе цитологическом, особенно развитом уже сейчас в фитосистематике. Оказывается, что число хромосом, их форма, распределение дают точки опоры для систематических построений.

Само собой разумеется, что можно изучать не только хромосомы, а форменные элементы крови, сперматозоиды и т. д.

Словом, перечислить все методы нет возможности. Из вышеизложенного ясно, что может существовать еще множество методов; одни основываются на орудии исследования, например, рентгенологический, другие — на частях организма, которые они исследуют, третьи — на известных соотношениях.

Методы ценны не только сами по себе, но в еще большей степени при известном их комбинировании. Можно, наконец, как это пытается делать В. М. Дирш, исследователь школы Вернадского, характеризовать виды формулами, в которые входят такие величины, как средняя масса взрослого организма, быстрота размножения, оптимальная поверхность, необходимая для нормального существования индивида, и т. д. Несомненно, что сравнение подобных формул может быть использовано для целей систематики.

Таким образом методы, которыми располагает современная зоологическая систематика, многочисленны, часто очень точны, но, к сожалению, употребление их не носит еще систематического характера.

Как бы то ни было, новые методы дают возможность современной систематике пересмотреть свои пути и цели, перейти к осуществлению задач, поднимающих ее на новую, высшую ступень. Внутренний незаметный рост этой дисциплины давно уже исподволь подготовлял переоценку ценностей. В чем же она заключается? Основная черта этого процесса заключается в том, что систематика не может ставить себе только описательные цели; одна регистрация фактов ее удовлетворить

не может, ее задача шире: описать и понять факты. Ее интересует вид не только как таковой, а как историческая единица, где-то и по каким-то причинам возникшая, проделывающая известный эволюционный путь, находящаяся в известной преемственной связи с другими видами.

Иными словами, понимание вида Линнеем изжито, это уже пустая форма без содержания, в основе теперь лежит вид в понимании Дарвина, значительно развитом и дополненном современной наукой.

Вид для нас теперь динамическая система, изучение движения и направления которой стоит во главе угла. Нас интересует не только количество видов, но и те закономерности, внешние и внутренние, которые послужили причиной создания данной группы видов.

Величественная картина животного мира познается нами во всех исторических деталях и тем самым дает возможность заглянуть и в ближайшее будущее. Такое понимание систематики является единственно правильным, ибо даже если основной предпосылкой принять, что задачей этой дисциплины является регистрация и классификация фактов, то построение материала без понимания его вещь невозможная. Как предварительный этап первичная регистрация имеет свой raison d'être, но этот этап уже пройден, и топтание на месте далее невозможно.

В новом, расширенном своем объеме систематика является подлинной наукой, тесно связанной с близкими дисциплинами, наукой, обогащающей и себя и другие дисциплины.

Новое содержание, однако, требует и нового деления этой дисциплины. Современную зоологическую систематику мы делим на зоографию, приблизительно совпадающую с старым пониманием, и на зоономию, учение о закономерностях, по которым протекает эволюционный процесс. Зоономия только зарождается, но в ней сейчас весь центр тяжести. Задачи, методы и объем этой дисциплины только еще вырисовываются, поэтому мы здесь не будем останавливаться на этом подробно.

Насущные задачи современной систематики

Задачи, стоящие перед современной систематикой, чрезвычайно многочисленны, трудны и ответственны; вместе с тем разрешение их в срочном порядке является крайне необходимым. Решение их должно означать крупный шаг как в развитии этой дисциплины, так и биологии вообще.

Указанные задачи могут быть разбиты на две группы: 1) задачи, решение которых должно прежде всего коснуться самой систематики, и 2) задачи, решение которых свяжет систематику с целым рядом теоретических и практических дисциплин.

Трудно сказать, какая из этих групп задач важнее и неотложнее; одно несомненно — систематика должна претвориться в нечто единое, цельное и вместе с тем тесно связанное с селекцией, генетикой, экологией и другими дисциплинами, иначе замкнутость, характеризующая систематику, может не только затормозить развитие ее самой, но и задержать в своем развитии важнейшие теоретические и практические дисциплины.

Изолированность систематики от других биологических наук происходит в двух направлениях: систематика замкнулась в кругу определенных идей, тесно связанных с морфологией, и не уделяет достаточно внимания другим дисциплинам. Среди специалистов систематиков сильно течение, которое видит в разработке мелких таксономических единиц только тормоз для развития систематики. Это течение оставляет без внимания тот факт, что такие дисциплины, как

селекция или генетика, вынуждены сами разрабатывать свои особые системы мелких таксономических единиц. Эти системы, с одной стороны, строятся независимо друг от друга, а с другой — почти вовсе не согласованы с системой таксономических единиц систематики. Таким образом каждая из перечисленных дисциплин создает свой собственный специальный язык, причем селекционер или генетик мало заботится о том, чтобы его единицы были строго отчеканенными, образовывали бы какую-то продуманную систему, наконец, чтобы были филологически в достаточной мере выдержаны, удобны и практичны.

Терминология создается стихийно, соподчинение единиц крайне запутано, многозначно и подчас вовсе неясно. Термины экотип, биотип, изореагент, экоспециес, мутация, модификация, чистая линия и десятки других подобных понимаются различными авторами весьма по-разному. Что же представляют собой эти единицы генетика или селекционера как не мелкие таксономические единицы зоографа, но только не употребляемые им из-за временной невозможности достаточной глубины изучения своего предмета.

Если даже систематику и не вменять в обязанность систематизацию единиц селекционера и генетика, то во всяком случае сопоставление единиц систематики и указанных дисциплин является его непременной и неотложной задачей.

Изолированность систематики имеется и в другом отношении — многие систематики животных суживают ее цели и отрывают ее от новых идей близких дисциплин и тем самым толкают ее на путь вырождения. Многие систематики и несистематики отводят ей только роль регистратора; однако позиция, из которой они исходят, недостаточно продумана и верна. Каждая регистрация должна быть основана на какой-то системе, на известных принципах; трудно представить себе, чтобы и система и принципы могли оставаться неизменными в течение столетий, тогда как в понимании биологических фактов и идей со времени Линнея совершились громаднейшие перевороты.

В настоящее время понятие вида является далеко не тем, за что принимал его Линней. Для нас вид уже не просто совокупность сходных индивидуумов, отличающихся друг от друга мало существенными признаками, а целая система генетически и морфологически близких друг к другу групп индивидуумов, отличия между которыми вовсе не являются балластом для науки, а как раз, наоборот, являются теми показателями, которые вскрывают взаимоотношение между группами, показателями, которые дают возможность, с одной стороны, более подробно исследовать структуру системы — вид, а с другой — вскрыть те закономерные процессы, которые происходят в системе под влиянием внутренних и внешних причин, иначе говоря, дают нам возможность заглянуть несколько и в будущее данного вида и понять его прошлое.

Совершенно ясно, что это понимание видов коренным образом отличается от понимания вида Линнеем, для которого виды были неизменны, стабильны и извечны. Значительно отличается это и от понимания вида Дарвином. В его времена вид казался чем-то более простым и вместе с тем хаотичным; о закономерностях в развитии вида ему было известно сравнительно мало. Естественно, что раз основная единица биосистематики «вид» столь резко изменила свое содержание, то и содержание самой науки должно значительно измениться. Коренное разногласие между действительным содержанием науки и формально признаваемым до сих пор является сильнейшим тормозом развития систематики.

Причина этого лежит в своеобразной черте, присущей систематике: несмотря на колоссальный объем проделанной работы, на гро-

мадное количество ученых, работающих в этой области, стройного здания самой науки, как такового, нет.

Нельзя считать, что наука и материал, которым она оперирует, одно и то же. Количество материала еще не может служить достаточным критерием для существования той или иной дисциплины. Дисциплиной мы можем назвать только ту отрасль знания, которая имеет свои руководящие идеи, свои критерии, свою специальную методику. Организационно это выявляется в наличии специальных журналов, монографий, курсов и т. д.

Ничего этого в зоосистематике нет. Нет ни одного журнала, который был бы посвящен общим вопросам систематики; за исключением книг о виде, нет книг, специально посвященных крупным вопросам систематики, нет, наконец, ни одного курса общей систематики животных. Это обстоятельство позволяет отказывать систематике в праве на звание специальной дисциплины; она нечто как бы подсобное, несамостоятельное.

Если быть формалистом, то подобный взгляд на систематику может считаться правильным. Между тем в действительности он глубоко ошибочен. То обстоятельство, что систематики не удосужились до сих пор создать стройное учение, еще вовсе не значит, что нет основ для построения этого учения; основы есть, они в действии, но они не систематизированы. Подавляющее обилие материала данной дисциплины повело к тому, что общие ее предпосылки оказались недостаточно спаянными, недостаточно критически рассмотренными с точки зрения современной науки.

Могут возразить, что подобное толкование задач систематики произвольно. Достаточно, однако, вдуматься в положение дел, чтобы подобное понимание оказалось единственно возможным.

В самом деле, могут ли остаться неизменными еще линнеевские установки? Может ли не отразиться то, что систематика применяет теперь множество методов, помимо морфологического, вследствие чего она оперирует с единицами (например, физиологические виды), уже не укладывающимися в рамки старых формулировок. Может ли систематика пройти мимо этих новых методов и может ли удовлетвориться мыслящий биолог системой животного и растительного царства, построенной только на морфологии? На все эти, как и на множество аналогичных вопросов, может быть только один ответ — нет.

Итак, перед систематикой стоят две группы задач. С одной стороны, она должна соединить в одно стройное целое те общие суждения, которые лежат в ее основе, критически рассмотреть их, учесть данные, получаемые новыми методами, создать более стройную систему таксономических единиц и т. д., с другой — перебросить созданием системы мелких таксономических единиц ниже вида мост, соединяющий ее с селекцией и генетикой. Вся эта созидательная работа должна быть произведена под тем углом зрения, что систематика должна не только регистрировать, но и понимать факты; мертвая каталогизация при всей ее положительной роли не может удовлетворить ни систематика, ни биолога вообще, ибо теперь не может существовать науки без общих идей.

Если перейти к мероприятиям в деле развития систематики, то следует отметить, что они могут развиваться в трех направлениях. Во-первых, необходима консолидация сил ученых всех стран, понимающих крайнюю срочность необходимых реорганизационных мер в систематике в международном масштабе, в выработке их и в претворении в жизнь. Кроме того, необходимо активизировать развитие теоретической мысли, объединив работы, касающиеся интересующих нас вопросов, в каком-то издании, носящем международный характер.

Во-вторых, необходимо обеспечить более быстрый количественный

и качественный рост систематиков, ибо, как известно, «кадры решают все».

Наконец, необходимо упорядочение музейного дела в смысле возможности более быстрого и удобного использования научных материалов, оставшихся до сих пор необработанными; нужна централизация, по крайней мере информации о предполагающихся зоологических экспедициях, поездках и т. д.

Одна из самых первоочередных задач — это выработка проекта, парализующего все уродливые искривления закона о приоритете, которые приводят к бесконечной путанице названий, созданию новых, перегрузке и разбуханию справочников, запаздыванию их выхода и быстрому старению, наконец, к совершенно бесцельной перегрузке памяти.

В основу проекта можно положить, как нам кажется, единственно возможное предложение — именно изъятие из закона о приоритете тех новейших фундаментальных каталогов (справочников или монографий известных групп и т. д.), которые с достаточной полнотой трактуют предмет. Таким образом, если в указанных сочинениях и будут иметься ошибки, т. е. отдельные неточности в смысле закона о приоритете, то эти неточности будут узаконены, и дальнейших изменений номенклатуры не последует. Исходя из этого принципа, следует составить список подобных трудов и последний представить для утверждения на международном конгрессе как один из основных параграфов кодекса номенклатурных правил. Естественно, что подобный список может не исчерпывать литературы по всем буквально группам животного царства, однако, огромное большинство может уже стабилизировать свою номенклатуру. Само собой разумеется, что отстающие группы в самом скором времени также подтянутся.

Нам кажется, что ученые Советского Союза являются наиболее подготовленными к принятию подобного проекта и соответствующих твердых решений; именно они испытывают менее других гипнотизирующее влияние научных фетишей. Отсюда, как следствие, вытекает, что подготовка проекта и утверждение его на ближайшем съезде наших зоологов были бы крайне необходимы и своевременны.

Второй необходимой мерой является подготовление материалов для специального международного конгресса или очередного, но с заранее оглашенной программой, материалов, касающихся дальнейшей рационализации систематики, как-то: издания стандартных каталогов для всех групп животных по единому плану и форме, выработка мер контроля в отношении вновь описываемых животных, организация постоянной международной комиссии по изысканию рационализаторских мер, в разработке которых и предложении должны принимать участие не только члены упомянутой комиссии, но и все вообще специалисты; обязанностью комиссии будет рассмотрение предложений.

Третьей необходимой мерой является создание постоянного, хотя бы и не периодического, издания, специально посвященного как теоретическим, так и организационным вопросам систематики. Такое издание должно выходить на русском и главнейших иностранных языках, т. е. быть действительно международным.

Естественно, что подобное издание мог бы взять на себя наш Союз. Именно здесь может и должен создаться центр, объединяющий передовых и наиболее активных ученых всех стран. Для разрешения задач в области систематики, касающихся вопросов нашей близкой советской действительности, необходим особый журнал, одной из главных задач которого была бы разработка проблем, связанных с практическими дисциплинами: медициной, ветеринарией, селекцией, пушным делом и т. д.

В крайнем случае можно ограничиться тем, чтобы включить в программу одного из существующих уже зоологических журналов, хотя

бы «Зоологического журнала», указанной проблематики. И это уже было бы значительным шагом вперед. Необходимо помнить, что централизация нигде так не необходима, как в систематике.

Перейдем к вопросу о кадрах. Кадры не удовлетворяют нас ни с качественной, ни с количественной стороны. Необходимо введение в университетские курсы основ теоретической и практической систематики, необходима аспирантура по этой дисциплине.

Перейдем к следующей группе организационных задач, к вопросам, связанным с добыванием и хранением научного материала. Как известно, некоторые из музеев Союза обладают ценнейшими зоологическими коллекциями, в особенности Зоологический институт АН СССР. Однако, материалы эти часто недоступны для научного исследования потому, что не монтированы, не этикетированы, не систематизированы.

Если наши крупные музеи страдают от недостаточно быстрой технической обработки научных материалов, без чего предварительно нельзя приступать к собственно научной работе, то наши малые музеи часто страдают от полной беспризорности хранящихся коллекций, причина чего — отсутствие специалистов.

Громадным недостатком существующей музейной системы является их полная организационная обособленность друг от друга: у малых музеев нет руководства, нет контроля, нет консультации, нет, наконец, сознания наличия какой-то общественно нужной, полезной, коллективной работы. Большие музеи академически замкнуты и если могут уделить внимание, то лишь отдаленным уголкам Союза, где еще полная terra incognita для зоолога. На деле же получается, что центральные части РСФСР по некоторым группам хуже изучены, чем в окраинных республиках.

Необходимо создание таких организационных форм, при которых музеи составляли бы единую научно-исследовательскую сеть с единым планом, с широкими возможностями обмена опытом, материалами, специалистами и т. д.

При таких условиях улучшится и экспедиционное дело. Часто шлют экспедиции из РСФСР на Украину, а из Украины в РСФСР, хотя соответствующие задачи можно было с большим успехом решить на месте. Нередко одни пункты наводняются экспедициями, дублирующими работы друг друга, тогда как громадные области остаются вовсе неизвестными или недостаточно исследованными.

Много, конечно, еще организационных задач может быть выдвинуто перед систематиками. Одно бесспорно: необходима целеустремленность, единый план и твердое решение преодолеть трудности.

Детализация всего этого, однако, не является сейчас нашей задачей, а потому ограничимся только сказанным выше.

Теоретическое и практическое значение систематики

Практическое значение систематики огромно, хотя сплошь и рядом недооценивается; причиной этого, с одной стороны, служит то, что систематик до сих пор мало уделял внимания практике, предоставляя делать соответствующие выводы из своих работ деятелям-практикам; с другой стороны, последние, недостаточно оценивая необходимость теории, не пользовались данными, предлагаемыми систематикой, и не требовали от специалистов решения проблем, в одинаковой степени интересных и важных как для тех, так и для других.

Как бы то ни было, но достижения систематики являются одними из самых блестящих достижений науки. Трудно представить себе то исключительное разнообразие, которым так изобилует природа. И если мы теперь довольно легко ориентируемся в этом бесконечном

богатстве, то только потому, что человечество проделало колоссальную работу в деле ознакомления с животными богатствами и освоения их. Долог и весьма труден был тот путь, который привел нас к современному состоянию зоологических знаний. Миллионы форм с их возрастными, половыми, сезонными, индивидуальными и прочими отличиями были изучены и в систематическом порядке уложены в сокровищницу зоологической науки. Отсюда в меру необходимости извлекаются, подчас с огромной быстротой, необходимые сведения при помощи определительных таблиц. Однако отношение широких масс, отчасти и специалистов к зоологической систематике, нельзя считать в достаточной мере справедливым. Многие ее терпят как тяжелую необходимость, многие относятся к ней свысока и порой готовы даже усумниться в ее равноправии среди других зоологических дисциплин; многие, наконец, готовы без особенного раздумья приклеить к ней ярлык «ползучий эмпиризм», тем самым произнеся как бы смертный приговор этой дисциплине. Печатание работ систематического содержания является делом далеко не легким. Вообще за систематикой утвердилась репутация мертвенной и сухой науки.

Систематика как наука выросла в XVIII и XIX веках; рост ее начался в сущности вслед за эпохой великих открытий. Сначала медленно и неуверенно, но впоследствии с огромным размахом и солидными практическими результатами развивалась эта наука. Когда европейцы открыли целые новые материки, то с первых же моментов началось изучение фауны новооткрытых земель. Сразу пришлось столкнуться с огромной массой новых животных форм, из которых многие обратили на себя с той или иной точки зрения их внимание. Разумеется, эти формы требовали какого-то наименования, какой-то классификации. Когда эта задача была удачно разрешена Линнеем введением бинарной номенклатуры, наука сразу стала на твердые ноги и двинулась вперед. В то время польза систематики была очевидна и неоспорима. Однако скоро отношение к ней стало изменяться: главнейшие практически важные объекты были классифицированы, остались мелкие, казавшиеся маловажными в экономическом отношении, формы. А ими и приходится заниматься систематику, так как количество их подавляюще огромно.

Между тем в хаосе фактов, собранных и отчасти приведенных в порядок, стали намечаться черты более глубоких обобщений. В 1858 г. Дарвин осветил всю эту несметную груду фактов обобщающей идеей — теорией эволюции на основании естественного отбора. Однако, чтобы углубить учение Дарвина, укрепить его, защитить от нападок и окончательно утвердить, пришлось разработать целые области новых, дотоле неизвестных фактов. Создались новые зоологические дисциплины. Эмбриология, сравнительная анатомия одерживали победу за победой. Мало-по-малу усовершенствованные методы лабораторного исследования вовсе оттеснили прежние методы и в первую очередь метод описания.

Само собой разумеется, что систематика с ее описаниями оттеснялась все более и более на задний план. Было забыто, что все развитие новых дисциплин в сущности является только углублением задач той же систематики. Новые дисциплины не изживают ее, а только углубляют, расширяют, обосновывают. Создать истинную систему организмов — это значит прежде всего впитать в нее все достижения биологических дисциплин; по крайней мере современная систематика иной мыслима быть не может.

Дифференциация биологических дисциплин столь развилась, что отдельные ветви ее начали терять взаимную связь, а многие из них как бы потеряли связь с своим стволом (систематикой). Последнюю

стали отождествлять с наукой, занимающейся, так сказать, регистрацией фактов.

Чтобы рассеять это печальное недоразумение, попытаемся описать, какое значение имеет сейчас систематика для теории и практики.

Систематика — тот стержень, вокруг которого сосредоточивалось все исследование сырьевых ресурсов страны в зоологическом и ботаническом отношениях. Трудно указать какой-нибудь практический вопрос, связанный, скажем, с охотоведением, рыбопромышленностью, защитой растений от вредителей, с ветеринарией и т. д., где нельзя было бы отметить крупной роли систематики.

Каков бы ни был вопрос практического или теоретического свойства, но в силу специфичности этой науки систематика говорит непременно свое веское слово. С определения животного и начинается его изучение. Так как жизнь, практика являются нашим верховным судьей, приведем несколько примеров, показывающих необходимость знания даже деталей систематики.

Массовое размножение безвредной черной мухи Bibio marci неоднократно вызывало напрасную тревогу хозяйственников и только точное определение прекращало трату средств на подготовку к борьбе с мнимым вредителем. Приведем теперь несколько примеров, прошедших перед нашими глазами только в последний год. Закончено строительство нескольких крупных домов, через несколько недель по вселении жильцов паркетные полы оказываются испещренными дырами, произведенными какими-то жуками, вылезшими из-под паркета. Перед строителем встал вопрос, необходимо ли сорвать все паркеты, или можно найти иное средство. Точное определение жуков установило, что дальнейшего размножения их быть не может и что можно ограничиться только частичным ремонтом паркета.

Другой пример. Начата эксплоатация крупнейшей междугородной телефонной станции со сложной, дорого стоющей аппаратурой. Неожиданно все помещение оказывается переполненным мельчайшими животными, ставящими под угрозу и нормальное функционирование аппаратуры и нормальные условия работы сотрудников. И здесь точное определение (мучные клещи) дает твердую основу для выхода из положения.

На конфектной фабрике изготовлено несколько тонн экспортного фруктового пюре, инспекция обнаруживает присутствие личинок мух и бракует пюре; возникает вопрос, попали ли личинки во время процесса изготовления пюре на фабрике, или они завезены еще при заготовке ягод. И здесь систематика говорит свое окончательное слово, и выпуск бракованной продукции прекращается.

Можно привести множество примеров полезности систематики, суть всех их сводится к тому, что точное знание животного избавляет от беспорядочного употребления мер наугад, порой совершенно бесполезных, но дорого стоющих.

Если до сих пор систематика приносила громадную пользу, то в еще большей мере должна она делать это в ближайшем будущем, когда лозунг сближения науки с практикой претворится в жизнь.

Выше мы упоминали о необходимости разработки таксономических единиц ниже вида; и этот, казалось бы, чисто теоретический вопрос имеет громадное практическое значение. Как известно, малярийный комар дает целый ряд рас, которые в различных местностях находятся друг с другом в различном количественном соотношении. Признаки, отличающие расы друг от друга, чрезвычайно мелки и мало заметны. Оказывается, что заражаемость различных рас малярийным плазмодием весьма различна — одни расы заражены в незначительном проценте, другие значительно больше. Отсюда ясно, что при затравлива-

нии водоемов с личинками малярийных комаров в первую очередь должны быть обработаны водоемы, населенные расами, обладающими высоким процентом заражения.

Немалую роль играет знание низших таксономических категорий в рыбном хозяйстве и рыборазведении. Известно, что успех рыбного промысла в значительной степени зависит от состояния наших знаний о миграциях рыб, о местах икрометания, жировки и т. д., а эти сведения последнее время стали получать путем мечения, кольцевания рыб и т. п. Однако биометрическое изучение, как показали работы Гейнке над сельдями Балтийского моря, дают возможность узнавать расу сельдей из различных частей этого моря с достаточной точностью.

В рыборазведении быстро растущие расы являются объектом работы, причем, конечно, залогом успеха является умение экспериментатора и селекционера разбираться в расах, в признаках, их характеризующих, т. е., иначе говоря, быть достаточно осведомленным в области систематики.

Известно далее, какую огромную роль в пушном деле и в искусственном разведении пушных животных играют так называемые «кряжи», т. е. сорта меха,— ценность их весьма различна. До сих пор еще под это эмпирическое понятие не подведена генетико-систематическая база, т. е. до сих пор мы не знаем истинного характера и значения этих сортов.

В области селекции животных до сих пор понятие сорта является чем-то неустановившимся, неясным и неопределенным; без четкости в этом вопросе дальнейшие успехи вряд ли будут рационально обоснованы. Здесь совместная работа систематика и селекционера-генетика крайне необходима.

В гибридизации, а также в интродукции экзотических видов систематике суждено сыграть немалую роль, так как выбор видов, подвидов и более мелких исходных таксономических единиц играет очень важную роль.

Овладение и использование животного и растительного мира происходит по трем направлениям: с одной стороны, из предлагаемого природой выбирается самое лучшее, самое изобильное; с другой стороны, все вредное сводится по возможности к минимуму, что также обогащает наши ресурсы; в-третьих, для увеличения эффективности или снижения вреда употребляются животные, казалось бы, безразличные или даже вредные для хозяйства человека (биологический метод борьбы с вредителями и т. д.).

Насекомые, способствовавшие оплодотворению культурных растений, с одной стороны, а с другой — насекомые, уничтожающие наших вредителей, служат яркими примерами того, какие подчас систематические тонкости нужны для успеха дела.

В заключение еще несколько слов о теоретическом значении систематики. Последнее очень велико. Начать с того, что эволюционное учение возникло и развилось вокруг вопроса о происхождении видов. Проблема становления вида является одной из самых крупных проблем биологии, от которой исходят и к которой возвращаются десятки путей биолога-исследователя.

Любая из зоологических дисциплин, будь то эмбриология, анатомия или физиология, коль скоро она переходит от описательного метода к методу сравнительному, тотчас же включается в круг идей, связанных с систематикой.

Понятие о виде является ярким и конкретным примером единства прерывности и непрерывности, дающим возможность натуралисту возвыситься над эмпирикой фактов и углубиться в область теории, необ-

ходимой для правильного понимания как старых, так и вновь открываемых фактов.

Резюмируя все вышеизложенное, можно сказать, что современная систематика представляет в области теории и практики обширное поле работы, что нашей ближайшей задачей является усиление пропаганды в направлении решения самых неотложных, назревших вопросов данной дисциплины. Наши специальные журналы должны сыграть в этом отношении свою решающую роль.

ЛИТЕРАТУРА

Благовещенский А. В., Бюлл. Ср.-Аз. гос. ун-та., в. 10, 1925, 1—36.—2. Benazzi B., Monitore Zool. ital. XLVI, 1935.—3. Woltereck R., Biolog. Zentralbl., LI, 1931, 231—253.—4. Иванов Л. С. Труды по прикладной ботанике и селекции, XVI, 1926, 89—122.—5. Die Kultur der Gegenwart, IV, 92—164.—6. Кузнецов Н. Я., Русск. энтом. обозр., XII, № 1, 256—276.—7. Kleinschmiedt O. Die Formenkreislehre etc. 1926.—8. Calman W. T., Nature (London), 1935, 11.—9. Martini E., Arbeiten phys. angew. Ent., V, № 1, 1938, 33—43.—10. Michaelsen, Zoolog. Anz., CIX. 1/2, 1—19, 1935.—11. Metcalf M. M., Smithsonian Miscellaneous Collections, LXXXI, № 8, 1929, 1—36.—12. Ошанин В., Русск. энтом. обозр., XV, 1915, № 2, 156—166.—13. Opinions rendered by the Intern. Commis. on Zool. Nomenclature. Smithsonian Institution. № 1938, 1910 (Op. 1—25); № 1989, 1910 (Op. 26—29) № 2013, 1911 (Op. 30—37); № 2060, 1912 (Op. 38—51); № 2169 (Op. 52—56); № 2256 (Op. 57—65); № 2359 (Op. 60); № 2657, 1922 (Op. 61—77); № 2747, 1924 (Op. 78—81); № 2830, 1925 (Op. 82—90); № 2873, 1926 (Op. 91—97); № 2973, 1928 (Op. 98—104); № 3016, 1929 (Op. 105—114); № 3072, 1931 (Op. 115—123); 1936 (Op. 124—233).—14. Парамонов С. Я., Збірник праць Зоологічн. музею, № 13, 1934, 3—23.—15. Парамонов С. Я., Збірник праць Зоол. музею, № 14, 1935, 3—42.—16. Ranson G., Hydromedusae, Récult. Scient. des Camp. Hirondelle et Princ. Alice de Monaco, XXX, 1936—17. Rensch B., Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch., 1933 19—83.—18. Thiel M. E., Fortschritte der Zoolog. 1, 172—174. 1937.—19. Frizzell D. L., The Amer, Midland Naturalist, XIV № 6, 637—668.—20. Heikertinger F., Zool. Anz., CXI 1/2, 1935, 53—59, 21. Schenck E. and Mc Masters J. H. Procedure in Taxonomic including a reprint of the internation. rules of zool nomencl. etc.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVIII 1939 г. ВЫП. 1

ПИТАНИЕ, ИЗБИРАТЕЛЬНАЯ СПОСОБНОСТЬ И ПИЩЕВЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ НЕКОТОРЫХ GOBIIDAE КАСПИЙСКОГО МОРЯ.

А. А. Шорыгин
Лаборатория морского бентоса ВНИРО, 1938 г.

Введение

Правильное хозяйственное использование биологических богатств какого-либо водоема невозможно без знания тех пищевых взаимоотношений, которые имеют место в этом водоеме. Огромный интерес эти взаимоотношения представляют и с чисто теоретической точки зрения. Особенно ясно их значение осознано при изучении и эксплоатации небольших замкнутых водоемов. Об этом свидетельствуют многочисленные работы Susta, Willer, Schiemenz, Forbes, Couey, Zacharias, Walter, Домрачева, Еленского, Черфаса и многих других. Но и в условиях больших морских водоемов пищевые взаимоотношения в их конечном результате определяют продуктивность этих водоемов.

Так, работы Монастырского и других авторов показали, что вслед за появлением в Северном Каспии многочисленных поколений воблы неизменно следует падение темпа их роста — явление, единственным правдоподобным объяснением которого может быть только предположение о недостатке пищи. То же самое наблюдение было сделано и в отношении леща Северного Каспия.

При таких условиях знание количественного характера питания основных конкурентов промысловых видов становится не менее важным, чем знание характера питания этих последних.

Основными же пищевыми конкурентами воблы, леща, частично осетровых в Каспийском море как по характеру своего питания, так и по своей многочисленности, являются Gobiidae.

В настоящей статье дается общая количественная характеристика питания 19 видов Gobiidae Каспия, возрастные изменения в характере питания более многочисленных видов и, кроме того, разбирается вопрос об их избирательной способности и конкуренции. Локальной изменчивости в характере питания, уже разработанной Киналевым (22), мы не касаемся.

Настоящее исследование проведено силами многих лиц. Т. С. Рассу, Б. С. Ильину, Н. М. Киналеву, А. Е. Павловой, М. М. Брискиной, М. В. Желтенковой и Г. В. Богорад я выражаю глубокую благодарность.

Материал и методика его обработки.

Всего обработано 1948 кишечников 19 видов Gobiidae (табл. 1).

Это распределение материала до известной степени отражает действительное соотношение в численности отдельных видов, особенно в пределах наиболее полно охваченной северной части Каспия. В настоящее время не может быть никаких сомнений [Куличенко (21), Ки-

Таблица 1. Список изученных видов и количество материала

Table 1. List of the examined species and quantity of the material

1.	Proterorhinus marmoratus Pallas	19 экз.
2.	Gobius melanostomus affinis Eichwald	161 »
3.	Gobius kessleri Günther	7 »
4.	Gobius fluviatilis pallasi Bery	1 401 »
5.	Gobius caspius Kessler	70 »
6.	Gobius bathybius Kessler	4 »
7.	Mesogobius marcopthalmus Kessler	3 »
8.	Bubyr caucasicus Berg	23 »
9.	Knipowitschia iljini Berg	8 »
10.	Knipowitschia longicaudata (Kessler)	23 »
11.	Caspiosoma caspium Kessler	17 »
12.	Hyrcanogobius bergi Iljin	30 »
13.	Benthophilus macrocephalus Pallas	103 »
14.	Benthophilus stellatus Sauvage	33 »
15.	Benthophilus leptocephalus Kessler	2 »
16.	Benthophilus granulosus Kessler	6 »
17	Benthophilus grimmi Kessler	10 »
18.	Benthophilus baeri Kessler	14 »
19.	Anathirostrum profundorum Berg	14 »
	Всего Sum.	1 948 экз.

налев (20)], что в этом районе G. fl. pallasi является самой многочисленной формой и что следующими за ними видами являются G. mel. affinis и B. macrocephalus.

Нами принят метод, введенный Зенкевичем (15). Этот метод оперирует с весом пищевого комка и отдельных его составных частей. При использовании этого метода сохраняется возможность в дальнейшем по получении соответствующих данных перейти к калорийности пищи. Но самым важным преимуществом этого метода является то, что Зенкевич, вычисляя общие и частные индексы наполнения, трактует пищу не обособленно от организма, ее проглотившего, а ставит ее в соответствие с размерами рыбы. Это дает нам возможность говорить об определенном физиологическом состоянии рыбы, об определенной степени ее накормленности. В тех же случаях, когда материал собран в одно и то же время, при одинаковых, примерно, условиях среды, индексы дают, кроме того, возможность судить и об интенсивности процессов питания в пределах по крайней мере одного и того же вида и сходных размеров рыбы. Так же, как в работе Зенкевича (15), общий и частные индексы наполнения представляют собой соответственно отношение веса всего пищевого комка или отдельных входящих в его состав видов пищевых организмов к весу рыбы, помноженное на 10 000. В настоящей работе мы оперируем преимущественно с процентами, выведенными на основании индексов наполнения.

В работах Павловой (25), Желтенковой (14) и Комаровой введены по нашему предложению карты пастбищ рыб. Подобные же карты пастбищ приводятся и в настоящей работе. Различные авторы уже давно применяют термины «пастбище» и «кормовая площадь», не разграничивая их и обозначая ими то места, на которых фактически происходит питание рыбы, то места, населенные кормовыми объектами данной рыбы. Мы принимаем оба эти термина, но придаем им различное значение. Пастбищем мы называем то место, на котором в тот или иной отрезок времени фактически происходит питание данной рыбы. Кормовой же площадью мы будем называть район, населенный кормовыми объектами рыбы.

Пуголовки (Benthophilus) являются в массе типичными моллюскоедами (исключение составляет, повидимому, только B. leptocephalus), Anathirostrum — хищником и представители остальных родов (Proterorhinus, Gobius, Mesogobius, Knipowitschia, Caspiosoma, Hyrcanogobius) — ракоедами.

Таблица 2. Общий характер питания Gobiidae Каспия в %

Table 2. The food of the Gobiidae in the Kaspian Sea (% per weight)

	Crustacea	Mollusca	Vermes, Chironomidae	Pisces	Основные пищевые группы Dominant food
Pr. marmoratus	98	0	1	0	Gammaridae
G. bathybius [2]	92	8	0	0	Mysidae
G. fl. pallasi [1]	70	14	5	8	Gammaridae
G. caspius [1]	69	18	0	8	Gammaridae
G. mel. affinis [1]	34	54	8	0,4	Gammaridae, Cardium
G. kessleri	22	52	0	26	Gammaridae, Cardium
M. macrophthalmus	100	0	0	0	Gammaridae, Corophiidae
B. caucasicus	6	0	88	6	Chironomidae
Kn. iljini	100	0	0	0	Mysidae
Kn. longicaudata	22	0	44	34	Pisces, Chironomidae
C. caspium	83	17	0	0	Corophiidae
Hyrc. bergi	91	0	9	0	Cumacea
B. stellatus [2]	0,3	99	0	0	Gatsropoda
B. granulosus	14	86	0	0	Gastropoda
B. macrocephalus	18	80	1	2	Gastropoda
B. grimmii	45	55	0	0	Gastropoda, Dreissena
B. baeri	66	34	0	0	Gastropoda, Corophiidae
B. leptocephalus	100	0	0	0	Gorophiidae
A. profundorum	3	4	0	89	Gobiidae

Рыбная пища у пуголовок имеет наименьшее значение (0—1%), у бычков удельный вес ее уже больше (0,4—26%) и, наконец, у Anathirostrum она, как уже говорилось, занимает доминирующее положение (89%).

Proterorhinus, Gobius и Mesogobius являются в основном потребителями Gammaridae, а из моллюсков — Cardium, Knipowitshia в основном потребляют Mysidae и мальков рыб Caspiosoma-Corophiidae, Hyrcanogobius-Cumacea, Benthopilus-Gastropoda, а из ракообразных Corophiidae и Anathirostrum-Gobiidae; таким образом, если представители разных родов имеют очень сильно отличающийся друг от друга характер питания, то в пределах даже более многочисленных родов общий состав питания различных его видов сохраняется довольно хорошо.

Еще более ясную картину сходства и различия в питании изученных нами видов мы получим, если сравним возрастные изменения в этом питании. Подобное сравнение мы можем провести, однако, только по тем видам, по которым имеется многочисленный материал. Что касается потребления ракообразных (рис. 1), то тут необходимо отметить общую всем изученным нами видам (кроме B. stellatus) тенденцию, а именно падение значения этой группы с ростом Gobiidae. Действительно, в то время как у особей самых мелких изученных нами размеров удельный вес ракообразных в пище колеблется у разных видов между 42% (B. macrocephalus) и 100% (G. caspius), у наиболее крупных он составляет всего 0—31% (соответственно у тех же видов). Что касается B. stellatus, то нами вообще не было констатировано питания этого вида ракообразными. Можно думать, что это объясняется тем, что в нашем распоряжении не было мелких (меньше 7 см длины) экземпляров этого вида.

В общем быстрее всех отходят от питания ракообразными пуголовки и медленнее — бычки, особенно G. caspius и G. fl. psllasi. Интересно, что три вида Gobius, а именно, G. fl. pallasi, G. caspius, G. mel. affi-

[1] Характеристика дана только по материалу из Северного Каспия.

[2] Виды Gobius расположены в порядке убывания значения Grustacea, а виды Benthophilus — моллюсков.

nis одного и того же довольно крупного размера (11—13 см длины), дают небольшой второй максимум питания ракообразными. Объясняется это или переходом с питания одной группой ракообразных на питание другой, более крупной, или, в пределах одной и той же группы, переходом от питания одними видами на питание другими. Действительно, у G fl. pallasi мелкие особи питаются преимущественно Cumacea, а из Gammaridae — Gmelina pusilla. По мере роста бычков питание этими организмами постепенно уменьшается и затем G. fl. pallasi 10—13 см длины, почти совсем отойдя от питания Cumacea (8%), переходят на питание Gammaridae, а именно Stenogammarus minutus. У G. caspius мелкие особи питаются Cumacea и Gammaridae, более же крупные (11—13 см) — Gammaridae (но, повидимому, уже другими видами) и Mysidae. Именно переходом на питание последней группой и объясняется у этого вида второй максимум питания ракообразными. Наконец, у G. mel. affinis второй, весьма незначительный максимум вызван, повидимому, также переходом с питания одними видами Gammaridae на питание другими видами этой же группы.

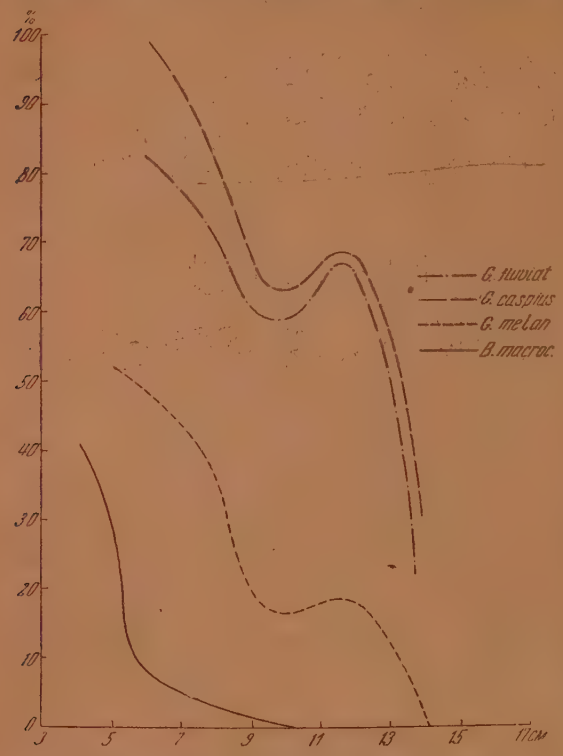

Рис. 1. Возрастные изменения в характере питания Gobiidae Северного Каспия. Ракообразные

Fig. 1. The growth changes of the food of Gobiidae in the northern Kaspian Sea. Crustacea. (% per weight and length of fishes in cm)

G. fl. pallasi и G. caspius дают почти тождественную картину потребления ракообразных, причем у G. caspius относительное значение этой группы все время несколько выше, чем у G. fl. pallasi. Противоречие с табл. 2 объясняется различным соотношением численности разных размерных групп в сборах этих двух видов, исказившим данные табл. 2. В общем в отношении потребления ракообразных мы можем расположить изученные нами виды в следующий ряд: наиболее ясно выраженным ракоедом является G. caspius, непосредственно за ним следует G. fl. pallasi, затем, на довольно значительном расстоянии, G. mel. affinis и, наконец, B. macrocephalus и B. stellatus. Положение G. kessleri в этом ряду неясно.

В отношении питания моллюсками разные виды проявляют различную тенденцию (рис. 2): в то время как у G. caspius и G. fl. pallasi потребление моллюсков по мере роста особей сначала возрастает, а затем снова падает, достигая своего максимума у особей средних размеров (9—11 см длины), у других видов (G. mel. affinis, B. macrocephalus) это потребление продолжает непрерывно расти, пока значение

этой группы не достигает 100%. Раньше всего это происходит у B. stellatus, затем у B. macrocephalus и позднее всего у G. mel. affinis.

Возрастные изменения в потреблении рыбной пищи у разных видов Gobiidae также различны (рис. 3). У B. macrocephalus и G. mel. affinis потребление рыбной пищи незначительно и не обнаруживает ясно выраженной изменчивости. G. kessleri, G. fl. pallasi и G. caspius

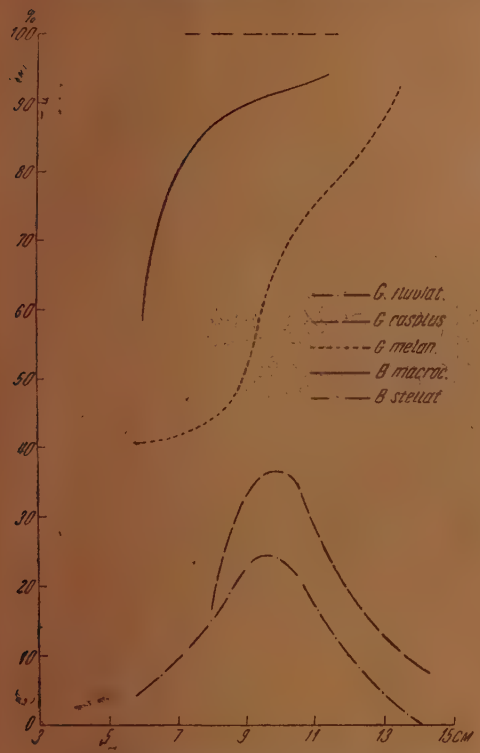

Рис. 2. Возрастные изменения в характере питания Gobiidae Северного Каспия. Моллюски

Fig. 2. The growth changes of the food of Gobiidae in the northern Kaspian Sea. Mollusca (% per weight and lenght of fishes in cm)

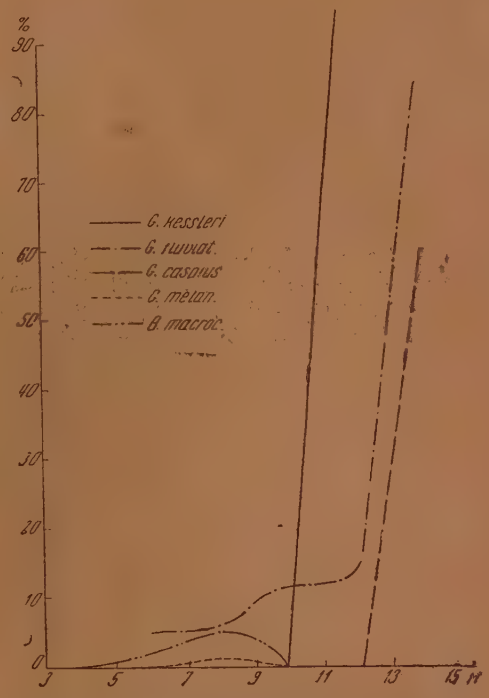

Рис. 3. Возрастные изменеия в характере питания Gobiidae Северного Каспия. Рыбы

Fig. 3. The growth changes of the food of Gobiidae in the northern Kaspian Sea. Fishfood (% per weight and length of Gobiidae in cm)

с ростом переходят целиком (G. kessleri) или почти целиком (G. fl. pallasi и G. caspius) на хищный образ питания. Резче и раньше всего этот переход совершается у G. kessleri, который, достигнув 10 см длины, становится уже типичным хищником. Данные по очень крупным G. kessleri из Южного Каспия также подтверждают это. В смысле перехода на хищный образ жизни этот вид уступает, повидимому, только An. profundorum. G. fl. pallasi и G. caspius переходят на рыбную пищу позднее и не в такой степени. Даже у самой крупной из изученных нами размерных групп этих видов (13—15 см) относительное значение рыбы в пище не превышает 85% у G. fl. pallasi и 60% у G. caspius. При этом следует отметить некоторую разницу, наблюдаемую между этими двумя видами; в то время как у G. caspius потребление рыбы наблюдается только у крупных особей, у G. fl. pallasi бычки всех изученных нами размеров потребляют ее, хотя у мелких размеров значение ее невелико (5—12%).

Очень интересно сравнить полученные нами данные по питанию Gobiidae Каспия с данными по питанию их в других водоемах.

Из Азовского и Черного морей мы имеем количественную характеристику питания G. mel. affinis [Воробьев (10) и Борисенко (8)], полученную путем учета частоты встречаемости отдельных компонентов в пище. Перечислив эти данные соответственно с теми размерными группами, которые приняты нами, мы получаем следующее сопоставление (табл. 3).

Таблица 3. Питание G. mel. affinis в Каспийском, Азовском и Черном морях (в %)

Table 3. The food of G. mel. affinis in the Kaspian, Azov and Black Seas (in %)

Длина в см	5—7			7—9			9—11			11—13			13—15			Все размеры		
Море	Каспийское	Азовское	Черное	Каспийское	Азовское	Черное	Каспийское	Азовское	Черное	Каспийское	Азовское	Черное	Каспийское	Азовское	Черное	Каспийское	Азовское	Черное
Crustacea	52	65	87	37	27	69	16	21	50	18	12	22	0	2	16	34	18	38
Mollusca	42	12	12	44	41	29	68	48	49	82	67	77	100	76	81	54	51	61
Chironomidae, Vermes	4	4	1	12	31	2	15	31	1	0	21	1	0	18	1	8	29,5	1
Pisces	1	0	0	6	1	0	1	0	0	0,4	0	0,2	0,5	2	2	0,4	1	0,4

Возрастные изменения в характере питания G. mel. affinis во всех трех морях протекают совершенно тождественно: значение ракообразных с ростом бычков быстро падает, значение моллюсков возрастает, значение червей и личинок Chironomidae достигает своего максимума у особей среднего размера. Далее необходимо отметить, что совпадает не только тенденция возрастных изменений, но и скорость этих изменений, а также до известной степени и относительное значение отдельных групп. Особенно ясно это совпадение сказывается в интенсивном потреблении ракообразных. Сильное расхождение среднего значения этой пищевой группы для всех размеров бычков в Каспии и Азовском море (34 и 18%) объясняется разным соотношением размерных групп в обоих случаях.

В Черном море значение ракообразных в питании мелких (до 11 см длины) G. melanostomus выше, чем в обоих других водоемах. Это компенсируется меньшим значением моллюсков. Вообще относительное значение моллюсков в Азовском и Черном морях у всех размерных групп бычков несколько ниже, чем в Каспийском. Черви, в значительной степени потребляемые G. melanostomus только в Азовском море, в Каспии в питании этого вида замещаются личинками Chironomidae. Значение этой группы в питании каспийских G. melanostomus, однако, значительно ниже, чем червей в Азовском море.

Принимая во внимание, что метод учета частоты встречаемости ведет, как показала Желтенкова (14), по сравнению с принятой нами методикой, к некоторому преуменьшению значения моллюсков и к преувеличению значения ракообразных, мы должны признать, что в Каспийском и Азовском морях потребление моллюсков в пищу G. melanostomus стоит примерно на одном уровне, более низком, чем в Черном море. Потребление ракообразных сильнее всего в Каспии и слабее

всего в Азовском море. Зато в этом море потребление червей весьма значительно превосходит таковое в обоих других водоемах.

Кроме того, ни в Азовском, ни в Черном море даже у самых крупных особей рассматриваемого нами вида мы не можем констатировать полного перехода на питание одними моллюсками, как это имеет место в Каспии, зато там у этих особей (15 см) мы замечаем некоторую тенденцию к переходу на рыбную пищу, чего на Каспии нам у G. mel. affinis обнаружить не удалось. Особенно сильно эта тенденция сказывается в Черном море, где в Тендровском и Егорлыцком заливах, судя по данным Борисенко (8), пища крупных (17—21 см) G. melanostomus на 29—36% состоит из рыб.

В общем же приходится еще раз отметить почти полную тождественность в характере питания этого вида во всех трех водоемах.

Что касается других видов Gobiidae Азовского моря, то мы имеем только качественную характеристику их питания в большой и обстоятельной работе Ильина (16). Ильин отмечает, что молодь и мелкие виды бычков (Gobius) питаются Copepoda и мелкими червяками. Более крупные особи переходят на питание более крупными ракообразными, червями и моллюсками (Idothea, Gammaridae, Corophiidae, Nephtys, Nereis, Chironomidae, Cardium, Syndesmya, Hydrobia, Mytilastor).

Можно только пожалеть, что этот интересный анализ не носит количественного характера и не разбит по видам. Как общая характеристика питания Gobiidae данная Ильиным, так и те возрастные изменения, которые им отмечены, полностью совпадают с картиной, полученной нами для Каспийского моря.

Из Егорлыцкого и Тендровского заливов Черного моря имеются полученные путем учета частоты встречаемости пищевых организмов, данные Борисенко (8) о питании еще трех видов: G. fluviatilis, G. batrachocephalus и Zostericola ophiocephalus.

Общий характер питания первого вида оказался в Черном море тем же, что и в Каспийском. Но, принимая во внимание разницу в методике обработки, можно сказать, что значение ракообразных в питании G. fluviatilis в Черном море значительно ниже, чем в Каспии, а значение моллюсков выше. Но основная разница заключается в значении червей, которое в Черном море в 5 раз превышает таковое, установленное нами для Каспия. Мы имеем здесь дело с интересным смещением характера питания сразу двух видов. В питании G. melanostomus черви в указанных заливах имели значительно меньшее значение, чем в Каспии, в питании же G. fluviatilis — большее. G. batrachocephalus, по данным Борисенко, является хищником. Z. ophiocephalus является ракоедом, склонным, повидимому, к переходу на хищный образ питания.

В работе Borcea (7) имеется качественная и очень беглая характеристика питания значительного числа видов из западной части Черного моря.

Общая картина питания Gobiidae в западной части Черного моря получается та же, что и у нас для Каспия. Основой питания бычков являются ракообразные моллюски, черви и у всех видов, кроме самых мелких, рыбы. Интересно то, что, по данным Borcea, B. stellatus питается также и ракообразными — факт, Ильиным и нами не отмеченный.

Из других морей мы имеем количественные данные о питании Gobiidae из датских вод. Larsen (22), вскрывший 34 экземпляра G. niger, характеризует его как определенного ракоеда, больше половины пищи которого состоит из Leander adspersus. Более обстоятельную картину питания трех видов (G. niger, G. minutus и G. ruthensparri) дал Blegvad (5). Судя по этим данным, все три вида являются ракоедами.

Th. Scott (29) также приводит некоторые данные качественного порядка по питанию G minutus около западных и восточных берегов Шотландии. Пища этого вида состояла преимущественно из ракообразных (Copepoda, Mysidae, Corophiidae, Amphipoda). Данные Scott совпадают, таким образом, с таковыми Blegvad.

Есть некоторые сведения и о характере питания Gobiidae в западной части Атлантики. Hildebrand (32) дает качественную характеристику питания трех видов из Chesapeake Bay. Из 37 изученных желудков Gobiosoma bosci в 12 желудках были мелкие ракообразные (Gammaridae), в 14 — черви, в 4 — рыба и икра и в 2 — смешанная пища из Gammaridae и Annelidae. Пища Gobiosoma ginsburgii и Microgobius holmesi состояла из ракообразных. Судя по этим, правда, весьма незначительным данным, можно думать, что питание Gobiosoma приближается по своему общему характеру к таковому Gobius.

Резюмируя все сказанное, можно констатировать, что Gobiidae во всех тех морях, из которых у нас имеются данные, сохраняют один и тот же характер питания и что в целом они являются ракоедами. По

достижении более крупных размеров, многие из них имеют тенденцию в известной мере переходить сначала на питание моллюсками и червями, а затем и рыбами. Значение в их питании моллюсков может быть у разных видов и в разных водоемах весьма различно. Напомним здесь только, что G. melanostomus в Каспии полностью переходит на питание моллюсками, в то время как в Азовском и Черном морях он постепенно также становится хищником. Переход на хищный образ питания у разных видов также начинается по достижении весьма различных размеров и происходит с весьма различной интенсивностью.

Исключениями из этой общей картины являются: 1) пуголовки (Benthophilus), которые по достижении весьма незначительных размеров становятся типичными моллюскоедами и у которых мы не обнаруживаем никакой тенденции к переходу на хищный образ питания, 2) Bubyr, который, по крайней мере, в Каспии, в основном питается Chironomidae, и 3) Anathirostrum profundorum, являющийся хищником.

Пастбища Gobiidae в Северном Каспии

На рис. 4 дано сопоставление мест интенсивного питания (общий индекс наполнения > 100) разных видов Gobiidae. Эти места тянутся широкой полосой вдоль берегов Северного Каспия. Наибольшую площадь места интенсивного откорма занимают в северо-восточной части Северного Каспия. В предустьевом пространстве Волги протяженность этих мест уже меньше и, наконец, в Западном районе значительные индексы наполнения наблюдались уже только в пределах сравнительно узко ограниченных пятен. Пастбища большинства Gobiidae в Мангишлакском районе также не отличаются значительной мощностью. Район вдоль Бузачей обследован не был. В Кайдаке и Мертвом Култуке значительной протяженности вдоль восточного берега этих заливов достигают только пастбища G. mel. affinis. В северо-восточной части Северного Каспия пастбища G. fl. pallasi и B. macrocephalus имеют почти одинаковую площадь и в значительной части совпадают друг с другом. В Центральном и Западном районах наибольшей протяженности достигают пастбища G. fl. pallasi. Пастбища остальных видов занимают лишь узко ограниченные площади. В Западном районе места интенсивного откорма разных видов при этом хорошо совпадают друг с другом. В Мангишлакском и Кулалинском районах больше всех пастбища B. macrocephalus. В этом районе места интенсивного откорма разных видов территориально несколько разобщены.

Места интенсивного откорма B. stellatus лежат к западу от Кулалов, B. macrocephalus — также к западу от этого острова, G. fl. pallasi — к северу от него и у входа в залив Качак, G. caspius — к югу от Кулалов и G. mel. affinis — у входа в Качак и к югу от Кулалов.

В общем же можно констатировать тот факт, что места интенсивного откорма всех изученных нами видов Gobiidae в Северном Каспии лежат в одной и той же зоне и в весьма значительной степени совпадают друг с другом. В последнем отношении исключение составляют только Мангишлакский и Кулалинский районы.

Факт зонального совпадения пастбищ различных видов Gobiidae подтверждается и сопоставлением общей интенсивности их питания на различных глубинах. Имеющийся в нашем распоряжении материал позволяет произвести сопоставление с достаточной степенью полноты только для Западного района. В этом районе имеются две зоны интенсивного питания Gobiidae, а именно глубина в 4—8 м, и затем глубины около 15 м. Действительно G. caspius дает максимум своего питания на глубинах в 4—5 и 15 м. G. mel. affinis — на глубинах в 6—7 и 15 м и, наконец, B. macrocephalus — на глубине в 6—8 м. На глубине же около 10 м все виды питаются слабо. Отсутствие одновременных сборов по

Рис. 4. Места интенсивного питания (общ. инд. наполнения > 100) Gobiidae в Северном Каспии. Лето 1934 г.

Fig. 4. Feeding grounds of the Gobiidae in the northern Kaspian Sea. Summer. 1934

количественному распределению бентоса лишает нас, к сожалению, возможности объяснить полученную картину, и мы можем пока только еще раз констатировать факт зонального (в смысле глубин) совпадения мест интенсивного потребления корма разными видами Gobiidae. Совпадение это распространяется не только на общую наполненность пищей пищеварительного тракта, но сказывается также и в примерно параллельном изменении с глубиной характера питания разных видов.

Избирательная способность у Gobiidae Северного Каспия

Вопрос о наличии или отсутствии у рыб избирательной способности в питании издавна интересовал авторов, соприкасающихся с питанием рыб. Некоторые из них отрицали существование таковой, большинство же в той или иной мере признавали ее. Наиболее простым и веским аргументом в пользу признания у рыб избирательной способности было то, что пища разных видов рыб, пойманных в одном и том же месте, значительно разнилась по своему составу. Разница эта наблюдалась даже у рыб, сходных по общему характеру своего питания, скажем у бентофагов. Непосредственного же сопоставления количественного состава питания и кормовой базы почти не делалось и цифрового подтверждения наличия или отсутствия избирательной способности у рыб не было. Авторы, в лучшем случае, производили весьма примитивное сопоставление состава питания и состава кормовой базы и просто констатировали факт совпадения или несовпадения того и другого. Между тем потребность в более точном сопоставлении ощущалась уже очень давно. A. Scott еще в 1920 г. (28) делит среднее число пищевых организмов, наблюдавшееся в кишечнике макрели, на среднее число их в планктонных пробах. Им были получены при этом дроби самой различной величины (но все меньше 1, так как общее число организмов в планктонной пробе оказалось значительно больше, чем в кишечнике), откуда он и делает вывод о наличии у макрели избирательной способности. В 1931 г. Savage (27) один раз дает цифровое сопоставление (в виде дроби) относительного значения (%) пищевого организма сельди в питании этой рыбы и в планктоне. В 1936 г. Larsen (22), наконец, совершенно правильно сопоставляет то относительное значение (%), которое тот или иной организм имеет в питании рыбы, и его относительное значение в бентосе. Странным образом он берет, однако, величину значения организма в бентосе в числителе, а величину значения его в пище — в знаменателе и получает, таким образом, величину, обратно пропорциональную избирательной способности рыбы и степени использования ею биомассы отдельных пищевых организмов. Это обстоятельство подчеркивается самим автором, и, повидимому, именно вследствие трудности пользования этими цифрами автор не делает из приведенной им таблицы почти никаких выводов.

Еще до появления в свет работы Larsen Желтенкова в своей работе по питанию воблы Северного Каспия по нашему совету также числовым путем сопоставила состав питания этой рыбы в разных районах и за разные сезоны с количественным составом бентоса и пришла к ряду интересных и практически важных выводов.

В числителе бралась при этом, однако, величина значения организма (%) в пище, а в знаменателе величина его значения в бентосе. Полученные таким образом индексы избирательной способности оказывались, благодаря этому, прямо пропорциональными избирательной способности рыбы, что сделало их значительно более демонстративными, чем индексы Larsen. Если индекс избирательной способности оказывался равным единице, то это значило, что рыба берет данный организм постольку, поскольку она его встречает в бентосе. Индексы больше еди-

пицы соответствовали той или иной степени предпочтения рыбой данного организма, а индексы меньше единицы — той или иной степени избегания его.

Следует с самого начала подчеркнуть, что мы понимаем избирательную способность как явление, слагающееся из стремления рыбы захватить тот или иной организм, с одной стороны, и из степени доступности этого организма в естественной обстановке — с другой.

Однако более мелкие и нежные организмы находятся в пищевом комке некоторых рыб в таком состоянии, что точное определение их числа и веса представляется технически невозможным. Особенно это относится к рыбам, имеющим глоточные зубы и сильно измельчающим пищу, например, к вобле и лещу. Преуменьшение же значения одних организмов (червей, личинок Chironomidae) автоматически ведет к преувеличению значения всех остальных. В случае с Gobiidae этот источник ошибок большого значения не имеет. Пищевые организмы, кроме случаев полной переваренности находятся в их пищеварительном тракте в достаточно сохранном виде, для того чтобы обеспечить более или менее точный учет их. Второй источник ошибок заключается в недоучете количества ряда более подвижных организмов дночерпателем. Индексы избирательной способности по Gammaridae несколько, а по Mysidae несомненно очень сильно преувеличены. В табл. 4 приведены индексы избирательной способности Gobiidae для Северного Каспия.

Таблица 4. Избирательная способность Gobiidae в Северном Каспии

Table 4. The selective capacity of Gobiidae in the northern Kaspian Sea

	G. fl. pallasi	G. melanost.	G. caspius	G. kessleri	B. macrocephalus	B. stellatus
Gammaridae	11	8,6	16	6,4	4,6	0
Cumacea	27	9	24	0	7	0
Corophiidae	14	3	0,8	0	1,8	0
Mysidae	300	7	80	40	0	0
Crustacea	16	8	16	5	4,0	0
Adacna	0,1	0	0,6	0	0,8	4
Monodacna	0,06	0,4	0	0	3	4
Didacna	0,03	0,1	0,1	0	0,1	1
Cardium	0,4	5	2,4	9	1,2	0
Dreissena	0,2	0,4	0	0,3	0,05	0
Mytilaster	0	7	0	0	0	0
Gastropoda	0,8	10	0	0	40	0
Mollusca	0,2	0,6	0,2	0,5	0,9	1,1
Vermes	1,1	0	0	0	0	0
Chironomidae	15	42	0	0	5	0

Мы видим, прежде всего, что у всех видов (кроме B. stellatus) результирующий индекс избирательной способности для всех ракообразных значительно выше единицы. Даже такие, казалось бы, ясно выраженные моллюскоеды, как G. mel. affinis и B. macrocephalus, предпочитают, следовательно, все же по мере возможности питаться ракообразными. Особенно велики, как и следовало ожидать, индексы избирательной способности в отношении ракообразных у таких типичных ракоедов, как G. fl. pallasi и G. caspius. Из отдельных групп ракообразных особенно большие индексы мы находим в отношении Cumacea. Индексы избирательной способности Gobiidae в отношении Mysidae также очень велики, но, по указанным уже причинам, они несомненно весьма сильно преувеличены. Из моллюсков большие индексы избирательной способности наблюдаются только в отношении Gastropoda (у G. mel. affinis и B. macrocephalus) и Mytilaster (G. mel. affinis). Последнее обстоятельство биологически весьма интересно. G. melanostomus является в Азовском море основным потребителем Mytilaster. Тот же вид в Каспийском море сейчас же вслед за переселением туда этого моллюска на-

чинает также интенсивно потреблять его. Относительно высокие индексы избирательной способности мы находим в отношении личинок Chironomidae, особенно у G. mel. affinis.

Таблица 5. Избирательная способность Gobiidae в различных районах Северного Каспия

Table 5. The selective capacity of Gobiidae in different regions of the northern Kaspian Sea

Районы	G. fl. pallasi					G. caspius		G. kessleri	G. mel. affinis			B. macrocephalus			B. stellatus
	Западный	Центральный	Восточный	Кулалинский	Мангишлакский	Западный	Кулалинский	Кулалинский	Западный	Кулалинский	Мангишлакский	Западный	Восточный	Мангишлакский	Кулалинский
Gammaridae	14	4	10	15	8	17	25	9	26	1	9	0	4	0	0
Cumacea	12	2,5	27	44	65	20	0	0	12	6	20	0	6	0	0
Corophiidae	10	12	3	0	5	1	0	0	9	12	13	0	0,4	0	0
Crustacea	13	10	6,6	26	14	20	17	0	19	3,5	15	0	1,9	0	0
Adacna	0,3	0,8	0,1	3	0	0,1	10	0	0	0	0	0	0,6	0	52
Monodacna	0,3	0,4	0,1	0	1,5	0	0	0	0,2	3	0	1,8	1,5	0,6	14
Didacna	1,0	—	0,2	0	0	1,0	0,1	0	0	0,2	0	0	0,1	0	1
Cardium	0,8	—	—	1,6	8	1,2	0,3	0,6	2,8	2	17	0	—	36	0
Dreissena	0,1	0	0,4	0,3	0	0	0	0,3	0	1	0	0	0,1	0	0
Mytilaster	—	—	—	0	0	—	0	0	—	19	0	—	—	0	0
Gastropoda	0,1	—	—	2	1,2	0	0	0	0	9	12	0	—	1,2	0
Mollusca	0,1	0,3	0,2	0,3	0,3	0,1	0,3	0,4	0,2	0,9	0,4	0,5	0,9	0,1	1,1
Vermes	0	4	0,6	0	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chironomidae	60	12	1,4	0	33	0	0	0	0	0	6,6	200	0	0	0

В табл. 5 приведены индексы избирательной способности по отдельным районам Северного Каспия. Мы видим, что избирательная способность Gobiidae подвержена довольно сильной локальной изменчивости. В целом же картина везде остается одной и той же. Если мы перечислим имеющиеся у Larsen коэфициенты для G. niger по нашему способу, то получим, что и G. niger обладает избирательной способностью и так же, как и большинство Gobiidae Северного Каспия, предпочитает ракообразных.

Общая характеристика питания Gobiidae, которая уже была дана в настоящей статье, получила, таким образом, полное подтверждение путем вычисления индексов избирательной способности. Следовательно, эта характеристика правильна, и полученные нами индексы избирательной способности имеют определенный биологический смысл.

Пищевые взаимоотношения, Gobiidae Северного Каспия

Рассмотрим прежде всего те пищевые взаимоотношения, которые существуют между Gobiidae Северного Каспия. На рис. 5 дана схема этих взаимоотношений. Толстыми линиями обозначены сильные пищевые связи (больше 25% в спектре питания данного потребителя), тонкими — средние по силе (24—5%) и пунктиром — слабые (меньше 5%). Мы ви-

дим, что основные пищевые связи Gobiidae сходятся в первую очередь вокруг Gammaridae, Cumacea и Monodacna, слабее вокруг Gastropoda, Adacna, Didacna, Cardium, Corophiidae, Mysidae и Pisces (в основном вокруг молоди Gobiidae же). Остальные группы организмов существенного значения в питании Gobiidae, повидимому, не имеют. Далее можно еще раз отметить тот факт, который мы уже знаем, а именно, что пищевые связи бычков (Gobius) направлены в основном в сторону ракообразных и рыб, пуголовок же (род Benthophilus)— в сторону моллюсков. Пищевая конкуренция между видами в пределах каждого из этих

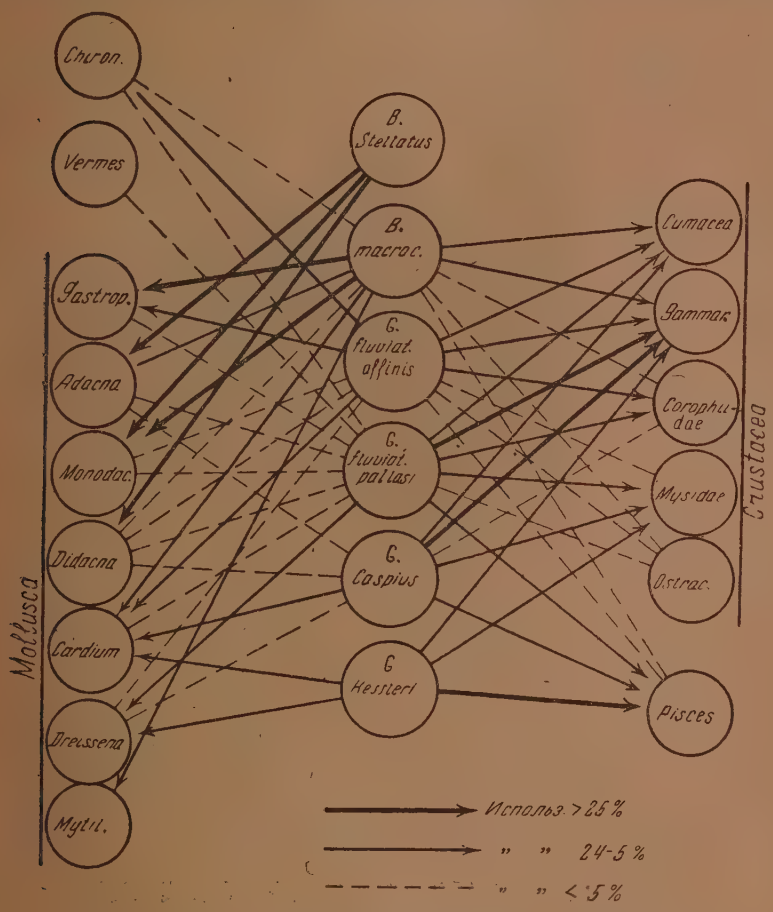

Рис. 5. Схема пищевых взаимоотношений Gobiidae Северного Каспия. Лето 1934 г.

Fig. 5. Scheme of the food-relations of the Gobiidae in the northern Kaspian Sea. Summer 1934

двух родов должна быть, таким образом, сильнее, чем между видами разных родов.

Схема пищевых связей, построенная для такого большого, разнородного в отдельных своих частях участка, как Северный Каспий, дает нам представление скорее о принципиальном, чем фактическом, положении дела. Для того, чтобы получить более точное представление о реально существующих пищевых взаимоотношениях, мы могли бы построить аналогичные схемы для отдельных районов. Мы могли бы разобрать эти схемы значительно подробнее, чем мы это сделали, и все же мы получили бы на основе их только весьма поверхностное

представление о действительной силе тех отношений, которые нас интересуют. Совершенно очевидно, что для того, чтобы получить более точное представление о пищевых взаимоотношениях изученных нами видов, мы должны дать этим взаимоотношениям какую-то числовую оценку.

Имея количественное выражение спектров питания разных видов, мы можем прежде всего очень просто и совершенно точно учесть степень сходства этих спектров. Мы можем сделать это, сопоставляя спектры питания, выраженные в частных индексах или в пропорциональных им процентах. Такое сопоставление даст нам относительную степень совпадения пищевого спектра сравниваемых видов. Для того, чтобы получить искомую величину совпадения, достаточно будет при сопоставлении двух спектров, выраженных в процентах, сложить меньшие числа (по пищевым группам или организмам), безразлично в спектре какого вида потребителя эти числа встречаются. Сумма меньших чисел даст нам, как это легко понять, степень совпадения обоих спектров, каждый из которых принят нами равным 100. Принятый нами процесс вычислений очень легко изобразить графически, как это и было сделано Желтенковой (14), впервые, по нашему предложению, применившей описанный способ.

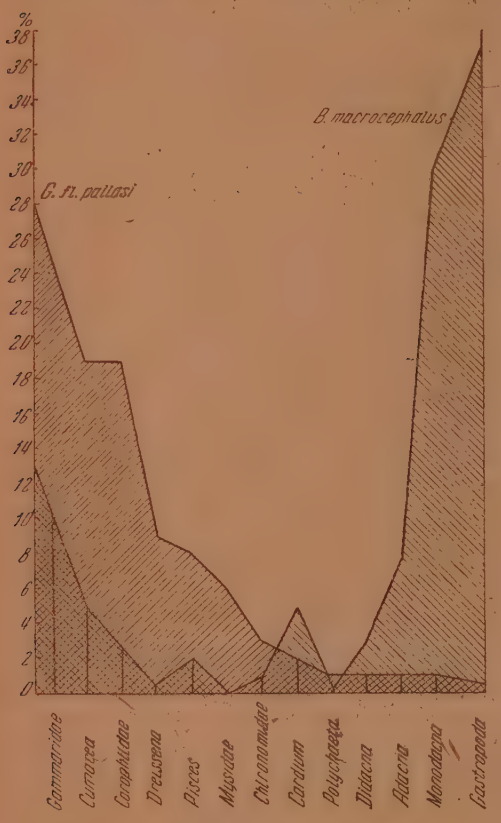

Рис. 6. Совпадение спектров питания G. fl. pallasi и B. macrocephalus

Fig. 6. Coincidence of the food of G. fl. pallasi and B. macrocephalus (% per weight).

На рис. 6 дано графическое сопоставление спектров питания G. fl. pallasi и B. macrocephalus. Ясно видно, что для того, чтобы учесть размер площади, общей для обоих спектров (заштрихованной на рисунке в клетку), мы должны каждый раз учитывать меньшую из двух ординат, приходящихся на каждую пищевую группу (на рисунке прочерчены черным).

Обозначим получаемую нами таким образом величину, рисующую относительную степень совпадения пищевых спектров, как индекс пищевого сходства, или сокращенно как fc (food coincidence) коэфициент. Необходимо с самого начала подчеркнуть одно свойство этой величины. Чем точнее будет определена пища сравниваемых видов — потребителей, тем меньше будет их fc коэфициент. Совершенно очевидно, что наиболее точно будут соответствовать действительности коэфициенты, полученные на основании определения пищи до вида. При меньшей точности определения мы будем получать преувеличенное представление о степени сходства. Разница, однако, благодаря общей

бедности фауны Каспия видами, не так велика, что видно из следующего сопоставления: если сравнить спектры питания северокаспийских G. fl. pallasi разных размеров с равными им по размерам B. macrocephalus, то fc коэфициенты, определенные с той точностью, которая принята в настоящей работе (моллюски до рода, ракообразные до семейства) для разных размерных групп, будут равны 13,7, 13,5 и 0,4%. Если же довести определение пищи до вида, то они будут соответственно равны 12,1, 12,8 и 0,4%.

В табл. 6 приведены коэфициенты пищевого сходства Gobiidae, вычисленные для всего Северного Каспия в целом.

Мы видим, что характер питания G. fl. pallasi действительно больше всего приближается к таковому G. caspius и G. mel. affinis. Характер питания G. caspius — к характеру питания G. fl. pallasi и G. mel. affinis. G. mel. affinis — к G. fl. affinis и G. kessleri (?). Очень сходен далее характер питания обеих пуголовок (B. macrocephalus и B. stellatus).

Таблица 6. Степень пищевого сходства Gobiidae Северного Каспия в %

Table 6. Degree of food-coincidence of the Gobiidae in the northern Kaspian Sea (% per weight)

	G. fl. pallasi	G. caspius	G. kessleri	G. mel. affinis	B. macrocepb.	B. stellatus
G. fl. pallasi	—	60	39	49	26	3
G. caspius	60	—	40	41	29	8
G. kessleri	39	40	—	49	17	0
G. mel. affinis . . .	49	41	49	—	39	7
B. macrocephalus . .	26	29	17	39	—	39,5
B. stellatus	3	8	0	7	39,5	—

Степень сходства питания изученных нами видов составляет в пределах рода Gobius в среднем 46%, в пределах рода Benthophilus — 39,5%. Сходство же характера питания между видами обоих родов равняется всего 16%. Таким образом то положение, которое мы уже выдвинули, а именно что в пределах каждого из изученных нами родов сходство в характере питания входящих в нее видов больше, чем между питанием представителей разных видов, получает цифровое подтверждение. Внутриродовое сходство в характере питания в нашем случае в среднем больше чем в два раза превышает межродовое сходство.

Интересно было также проследить, как меняется сходство в характере питания разных видов с ростом Gobiidae. Были поэтому вычислены fc по разным размерным группам. В двух случаях (B. stellatus — G. caspius и B. stellatus — G. kessleri) вообще никакого сходства не было. В 10 случаях из 13 по мере роста Gobiidae наблюдалось постепенное падение сходства в характере питания. В двух случаях (B. stellatus — G. fl. pallasi и B. stellatus — G. mel. affinis) наблюдалось некоторое повышение этого сходства. Вследствие малого числа некоторых размерных групп B. stellatus и, в частности, отсутствия мелких экземпляров этого вида эти случаи не являются характерными. Наконец fc G. fl. pallasi — G. caspius сначала также уменьшаются, а затем у самых крупных размерных групп вновь начинают расти. Происходит это в основном за счет перехода крупных особей обоих видов на рыбное питание. В общем же мы можем принять, как правило, что сходство в характере питания у Gobiidae в Северном Каспии по мере их роста постепенно уменьшается.

Посмотрим теперь, что нам дают полученные нами коэфициенты пищевого сходства в смысле познания силы межвидовой конкуренции. Совершенно очевидно, что они дают нам представление об относительном значении в питании конкурирующих видов той части пищи, из-за которой они конкурируют, но не дают никаких представлений об интенсивности этой конкуренции. Следовательно, одни fc коэфициенты

не дают еще возможности судить о силе конкуренции. Действительно, мы легко можем представить себе случай, когда два вида, сходные по характеру своего питания, будут конкурировать друг с другом из-за большой части своей пищи, но вследствие обилия пищи или малочисленности самих конкурентов интенсивность этой конкуренции будет незначительной, а также и другой случай, когда сходство в пище двух видов будет невелико и они будут конкурировать только из-за незначительной части ее, но вследствие недостаточного количества организмов, составляющих эту часть, или обилия видов потребителей конкуренция из-за нее будет напряженной. Очевидно, что мы должны различать два свойства конкуренции, а именно объем конкуренции и ее напряжение. Под объемом конкуренции мы будем понимать отношение той части пищевого рациона организмов-потребителей, из-за которой они конкурируют, к общему их пищевому рациону. Под напряжением же конкуренции мы будем понимать отношение потребности организмов-потребителей в той пище, из-за которой они конкурируют, к ее наличию. Что касается результирующей силы конкуренции, то она должна быть прямо пропорциональна как силе, так и напряжению конкуренции, ее мы можем, следовательно, выразить в виде произведения объема на напряжение.

Если наши рассуждения правильны, то полученные нами коэфициенты пищевого сходства дают нам объем конкуренции. Нам необходимо, следовательно, установить еще напряжение конкуренции. К сожалению, это не так просто сделать. Прежде всего, несмотря на относительную четкость формулировки «отношение потребности в пище к ее наличию», сама эта формулировка таит в себе противоречие. Потребность в пище есть понятие динамическое, величина которого в общем, если не считать существенных поправок на сезонные колебания в интенсивности питания и размерах стада потребителя, пропорциональна времени. Наличие же пищи есть понятие относительно статическое, и его величина в течение по крайней мере тех сроков, с которыми нам приходится иметь дело, остается более или менее неизменной во времени (если опять-таки не считать сезонных колебаний). Для того чтобы избежать этого противоречия, которое заключается в сравнении динамической величины с величиной статической, естественнее всего было бы сравнивать две динамические величины, а именно потребность в пище за определенный отрезок времени с продукцией этой пищи за тот же отрезок. Это отношение не даст нам, однако, истинной величины напряжения конкуренции, так как организмы-потребители черпают свою пищу не только из того количества ее, которое было продуцировано за взятый нами отрезок времени, но также и из того, которое уже было в наличии к началу взятого нами срока. Всего правильнее было бы поэтому сопоставлять величину потребности в пище за длительный промежуток времени, скажем за год, с величиной биомассы тех кормовых животных, о которых в каждом данном случае идет речь и которая была в наличии к началу исследуемого года, плюс продукция их за этот год и минус отход их вследствие естественной смертности и выедания другими потребителями.

Для того чтобы выяснить, таким образом, напряжение конкуренции между какими-либо двумя организмами, мы должны знать: 1) количество этих организмов и его сезонные колебания в течение года или средние количества их за год, 2) их суточный рацион и его сезонные изменения или средний рацион за год, 3) размер начальной биомассы тех организмов, из-за которых идет конкуренция, 4) величину продукции этих организмов за год, 5) размер их смертности за год, 6) годовое потребление этих организмов другими их потребителями. Совершенно очевидно, что мы не только в настоящее время не знаем большинства этих величин, но что в условиях больших морских водоемов

у нас нет надежды узнать их в течение даже ближайшего будущего. Это затруднение мы, однако, могли бы обойти, несколько изменив способ вычисления напряжения конкуренции, а именно перейдя от вычисления величины этого напряжения за длительный срок к определению его мгновенного значения. Для этого мы должны величину потребности в пище интересующих нас организмов за какой-либо весьма короткий срок, скажем за сутки, сопоставить с наличной биомассой этих организмов, считая, что продукция этих организмов и их выедание за этот короткий срок настолько незначительны по сравнению с их биомассой, что мы в первом приближении можем ими пренебречь. Для бентических организмов это допущение будет безусловно правильно. Сопоставив ряд таких мгновенных значений напряжения конкуренции, вычисленных для разных частей года и по возможности равномерно его охватывающих, мы можем получить среднюю величину этого значения за год. Для вычисления мгновенного значения напряжения пищевой конкуренции мы должны, следовательно, знать: 1) суточную потребность интересующих нас организмов-потребителей в тех пищевых организмах, из-за которых идет конкуренция (т. е. количество организмов-потребителей и их суточный рацион), и 2) биомассу указанных пищевых организмов. Эти две величины при современном уровне знаний во многих случаях уже могут быть нами определены. Так, биомасса кормовых животных Северного Каспия может быть определена с значительной степенью точности на основании дночерпальных работ 1935 г. Мы могли бы определить и суточную потребность в пище таких рыб, как вобла и судак, так как скорость переваривания этих рыб была подвергнута детальному круглогодичному изучению (экспериментальные работы Боковой и Карпевич).

Суточную потребность в пище Gobiidae Северного Каспия мы, однако, в настящее время определить еще не можем, мы лишь весьма поверхностно знаем их количественное распределение в Северном Каспии, но не знаем их суточного рациона. Может быт, однако, мы сможем установить относительную величину напряжения конкуренции. Для этого, помимо биомассы кормовых организмов, из-за которых идет конкуренция, мы должны знать только относительную силу потребления бычками этих организмов. Представление же об относительной силе потребления нам дают, как это может быть ни покажется неожиданным на первый взгляд, те индексы избирательной способности, о которых мы уже говорили. Действительно, эти индексы получены нами путем сопоставления того относительного значения, которое организмы имеют в пище рыбы с их относительным значением в бентосе. Последние же величины, если исключить ошибки дночерпателя как орудия лова, пропорциональны величине биомассы отдельных пищевых организмов.

Таким образом, если в отношении каких-либо двух пищевых организмов мы имеем индексы избирательной способности разной величины, то это значит, что данный потребитель использует биомассу одного из них относительно сильнее, чем биомассу другого, причем тем сильнее, чем один индекс избирательной способности больше другого. Постольку, поскольку мы, как правило, имеем дело с пищевыми комками, состоящими из разных пищевых организмов, то никакие данные о степени их усвоения или скорости переваривания, которые могут быть получены впоследствии, не в состоянии изменить эту пропорциональность. Она была бы нарушена только в том случае, если бы оказалось, что части одного и того же пищевого комка, состоящие каждая из разных организмов (скажем, из раков и моллюсков), проходят сквозь пищеварительный тракт рыбы с совершенно различной скоростью. Между тем на основании тех, правда, скудных эксперименталь-

ных данных, которые мы все же имеем, мы для Gobiidae этого предположить не можем.

Индексы избирательной способности дают нам, таким образом, представление об относительной силе использования рыбой биомассы ее пищевых организмов. Для того чтобы определить относительную величину мгновенного напряжения конкуренции между двумя видами потребителей в отношении какого-либо пищевого организма или группы пищевых организмов, мы могли бы взять арифметическое среднее из соответствующих двух индексов избирательной способности. Полученная величина была бы, однако, правильна только в том случае, если бы количество обоих потребителей в изучаемом нами водоеме или части его было одинаково. Так как в огромном большинстве случаев это не так, то мы должны взять взвешенные средние, учтя отношение между количеством обоих потребителей.

В нашем случае мы должны, следовательно, знать хотя бы относительное количество отдельных видов Gobiidae в Северном Каспии. В настоящее время мы можем определить это количество лишь с весьма небольшой степенью точности. Мы можем предположить, что те сборы, которые у нас имеются по питанию отдельных видов, в какой-то мере пропорциональны истинному соотношению количества этих видов. Для всего Северного Каспия в целом это, повидимому, так. Действительно, на основании всего того, что мы в настоящее время знаем о распространении Gobiidae в этой части Каспия, не подлежит, повидимому, сомнению тот факт, что G. fl. pallasi является заведомо наиболее распространенной формой, а G. mel. affinis и B. macrocephalus следующими за ним по численности. Те относительные величины мгновенного напряжения пищевой конкуренции, которые мы, таким образом, получим, будут, однако, сравнимы только в пределах каждого из районов в отдельности. Числа, полученные для разных районов или водоемов, будут несравнимы друг с другом. Объясняется это тем, что мы не ввели в наши вычисления ни абсолютного значения биомассы пищевых организмов, разной для разных районов, ни абсолютного количества организмов-потребителей. Для того, чтобы сделать полученные нами цифры сравнимыми с данными из других районов или водоемов, нам необходимо ввести коэфициент, в числителе которого стояло бы суммарное количество обоих организмов-потребителей на единицу поверхности дна (или на весь район), а в знаменателе — величина биомассы бентоса на ту же единицу площади (или также на весь район), выраженные в одних и тех же весовых единицах. Другими словами, мы должны ввести в наши вычисления F/B коэфициент Alm. В нашем случае величину знаменателя этого коэфициента мы легко и с достаточной степенью точности можем установить для любого района Каспия. Числитель же его, как уже говорилось, нам известен лишь весьма приблизительно. Для того чтобы вычисляемые нами величины соответствовали истине, нам необходимо, кроме того, ввести поправку на взаимное географическое положение пастбищ организмов-потребителей. Действительно, если пастбища налегают друг на друга, сила конкуренции будет больше, чем если они будут расположены в разных местах исследуемого водоема или его части. Правда, сильное использование пищевых организмов в какой-либо части водоема не может не отразиться, хотя бы через известный промежуток времени, на их количестве и в других частях водоема, но все же в первом приближении мы можем принять, что сила пищевой конкуренции будет меняться пропорционально степени налегания пастбищ организмов-потребителей друг на друга. Так как положение пастбищ Gobiidae в Северном Каспии нам известно, то поправку на относительное расположение их пастбищ мы также можем ввести. Этим, однако, и исчерпывается все, что в настоящее время мы можем сде-

лать в смысле вычисления напряжения пищевой конкуренции. Если бы нам пришлось сравнивать данные, полученные за разные сезоны, то нам пришлось бы ввести еще поправку на разную скорость переваривания в течение разных сезонов.

Так как нами вычисляется мгновенное напряжение конкуренции, то и произведение из этой величины на объем конкуренции даст нам также мгновенное значение силы конкуренции.

В табл. 7 приведено вычисление относительного значения мгновенной силы пищевой конкуренции между G. fl. pallasi и B. macrocephalus для всего Северного Каспия.

Таблица 7. Вычисление относительной силы пищевой конкуренции между G. fl. pallasi и B. macrocephalus. Сев. Каспий. Лето 1934 г.

Table 7. Calculation of the relative force of food-concurrence between G. fl. pallasi and B. macrocephalus

	Индекс избирательной способности		Напряжение конкуренции	Объем конкуренции	Сила конкуренции	
	G. fl. pallasi	B. macroceph.				
№ граф	1	2	3	4	5	6
Относительное количество потреб.	25	2	—	—	—	—
Gammaridae	11	4,6	9,8	10	98	6,076
Cumacea	27	7	25,5	5	127,5	7,900
Corophiidae	14	1,8	13,1	2,4	31,4	1,947
Mysidae	300	0	0	0	0	0
Crustacea	—	—	—	—	—	15,923
Adacna	0,1	0,8	0,15	1	0,15	0,009
Monodacna	0,06	3	0,3	0,6	0,2	0,012
Didanca	0,03	0,1	0,04	1	0,04	0,025
Cardium	0,4	1,2	0,46	2	0,9	0,056
Dreissena	0,2	0,05	0,19	0,2	0,04	0,002
Mytilaster	0	0	0	0	0	0
Gastropoda	0,8	40	3,6	0,7	25	1,550
Mollusca	—	—	—	—	—	1,654
Vermes	1,1	0	0	0	0	0
Chironomidae	15	5	15	1	15	0,93
Сумма Sum.	—	—	—	24	298	18,507

В графах 1 и 2 даны индексы избирательной способности этих видов, а также их относительное количество. В графе 3, исходя из этих последних чисел, дано взвешенное среднее из индексов избирательной способности, т. е. величины, пропорциональные напряжению межвидовой конкуренции.

В графе 4 дан объем конкуренции по отдельным группам пищевых организмов. В графе 5 приведено произведение из напряжения и объема конкуренции, т. е. величины, в какой-то мере пропорциональные силе конкуренции, без введения, однако, поправок на абсолютное значение биомассы пищевых организмов, организмов-потребителей и взаимное положение пастбищ последних. Прежде чем продолжить на-

ши вычисления, мы должны, таким образом, определить соотношение между количеством организмов-потребителей и величиной биомассы кормовых животных, с одной стороны, и степень совпадения пастбищ — с другой. Биомасса бентоса, судя по летним работам 1935 г., равнялась для всех районов, охваченных в Северном Каспии сборами по питанию Gobiidae, 27,04 г/м². Что касается количества самих Gobiidae, то по данным, приведенным в работе Киналева (20), оно с некоторой надбавкой на неполную уловистость двенадцатифутового трала, может быть грубо ориентировочно определено для Северного Каспия в 2 г/м². Теперь необходимо установить количество отдельных видов. Так как другого мерила относительной численности отдельных видов, кроме количества собранного по ним материала, у нас нет, то мы должны полученные нами суммарные по всем Gobiidae числа разбить пропорционально количеству собранного по отдельным видам материала. Та диспропорция, которая могла бы при этом получиться вследствие меньших размеров особей некоторых видов (Benthophilus), компенсируется тем, что именно у этих мелких видов были констатированы более высокие индексы пополнения пищеварительного тракта.

Таблица 8. Количество Gobiidae в Северном Каспии (в г/м²). Лето 1934 г.

Table 8. Quantity of the Gobiidae in the northern Kaspian Sea (Gr/m²). Summer 1934

	G. fl. pallasi	G. caspius	G. kessleri	G. mel. affinis	B. macrocephalus	B. stellatus
G. fl. pallasi	1,56	—	—	—	—	—
G. caspius	1,62	0,06	—	—	—	—
G. kessleri	1,59	0,09	0,03	—	—	—
G. mel. affinis	1,76	0,26	0,23	0,20	—	—
B. macroceph.	1,68	0,18	0,15	0,32	0,12	—
B. stellatus	1,59	0,09	0,06	0,23	0,15	0,03

Для всего Северного Каспия мы получаем, таким образом, следующие количества конкурирующих организмов в граммах на квадратный метр поверхности дна, т. е. в том же числовом выражении, что и биомасса пищевых организмов (табл. 8).

Разделив полученные числа на среднюю величину биомассы бентоса обследованных районов (27 г/м²), мы получим следующие выражения F/B коэфициента (табл. 9):

Таблица 9. F/B коэфициент для Gobiidae Северного Каспия. Лето 1934 г.

Table 9. F/B coefficient for the Gobiidae in the northern Kaspian Sea. Summer 1934

	G. fl. pallasi	G. caspius	G. kessleri	G. mel. affinis	B. macroceph.	B. stellatus
G. f. pallasi	0,0580	—	—	—	—	—
G. caspius	0,0600	0,0022	—	—	—	—
G. kessleri	0,0590	0,0033	0,0010	—	—	—
G. mel. affinis	0,0650	0,0100	0,0090	0,0074	—	—
B. macrocephalus	0,0620	0,0067	0,0056	0,0120	0,0041	—
B. stellatus	0,0590	0,0033	0,0022	0,0090	0,0056	0,0010

Что касается поправки на положение пастбищ разных видов, то для Gobiidae Северного Каспия она будет невелика. Пастбища широко распространенных видов (G. fl. pallasi и B. macrocephalus) хорошо совпадают друг с другом. Пастбища более редких видов находятся также целиком в их пределах или непосредственно примы-

кают к ним. Только у G. mel. affinis есть пастбища в Кайдаке, в котором пастбищ других видов нет. Поэтому для этого вида в отношении его конкуренции с G. fl. pallasi и B. macrocephalus мы должны принять поправку, равную в первом случае 0,7 и во втором 0,5. И, наконец, пастбища обоих видов пуголовок совершенно не совпадают друг с другом. Поэтому при современном уровне наших знаний мы должны принять, что между этими видами в Северном Каспии непосредственной пищевой конкуренции нет. Во всех остальных случаях мы поправки на положение пастбищ можем не вводить.

Для разбираемого нами случая пищевой конкуренции между G. fl. pallasi — B. macrocephalus F/B коэфициент оказался равным 0, 062. Введя его в вычисление, мы получаем в графе 6 (табл. 7) те величины, которые в своей пропорциональности должны наиболее сильно приближаться к относительной силе конкуренции по отдельным группам пищевых организмов. Большего приближения мы на основании имеющихся у нас материалов достигнуть не можем.

Если бы мы ввели в наши вычисления абсолютную величину потребности организмов конкурентов в пищевых организмах, то полученные нами окончательные цифры дали бы нам отношение между потребностью в этих последних и их наличием, выраженное хотя бы в процентах от последней величины. Так как мы смогли вместо этого ввести только вес самих организмов-потребителей, то, очевидно, наши величины выражены в каких-то отвлеченных и условных единицах, и значение их заключается только в том, что они, в самом первом приближении, пропорциональны истинному значению мгновенной силы пищевой конкуренции.

На основе их мы можем, например, полагать, что два рассматриваемых нами вида конкурировали летом 1934 г. из-за ракообразных значительно (примерно в 10 раз сильнее, чем из-за моллюсков). Основная конкуренция развертывалась при этом из-за Cumacea и Gammaridae. Так как сила пищевой конкуренции из-за последней группы, благодаря недолову бокоплавов дночерпателем, всюду несколько преувеличена, то наиболее острой была, повидимому, конкуренция из-за Cumacea. Мгновенная сила пищевой конкуренции из-за Corophiidae была примерно в 3 раза слабее, чем из-за первых двух групп. Сила конкуренции из-за моллюсков, как уже говорилось, была еще значительно слабее. Наиболее острая конкуренция в пределах этой группы пищевых организмов шла при этом из-за Gastropoda. В сумме мгновенная сила пищевой конкуренции между G. fl. pallasi и B. macrocephalus из-за бентических организмов выражается в 18,5 условных единиц. Указанным путем нами была затем вычислена сила пищевой конкуренции между всеми исследованными видами.

Так как в дальнейшем весьма желательна замена принятого нами F/B коэфициента отношением между суточным рационом потребителей и биомассой пищевых животных, то, помимо окончательных цифр табл. 11, полученных уже после введения коэфициента и поправки на взаимное положение пастбищ, мы приводим также и те цифры, которые получились до введения этих величин (табл. 10). Это впоследствии облегчит указанное перечисление.

Полученные нами цифровые выражения силы пищевой конкуренции (табл. 11) показывают, что летом 1934 г. в пределах Северного Каспия G. fl. pallasi наиболее сильно конкурировал с G. caspius, G. mel. affinis и B. macrocephalus. В отношении первого из этих видов это объясняется значительным сходством характера его питания с таковым G. fl. pallasi, в отношении двух других — значительно боль-

Таблица 10. Относительное значение мгновенной силы пищевой конкуренции в Северном Каспии летом 1934 г. (без введения F/B коэфициента и географической поправки)

Table 10. Relative force of food-concurrency between the Gobiidae in the northern Kaspian Sea. Summer 1934 (without the F/B coefficient and the geographical correction)

	G. fl. pallasi	G. caspius	G. kessleri	G. mel. affinis	B. macrocephalus	B. stellatus
G. fl. pallasi	1 141	778	192	497	298	0,3
G. caspius	778	1 267	331	332	162	8
G. kessleri	192	331	193	238	63,5	0
G. mel. affinis	497	332	238	749	184	4
B. macrocephalus	298	162	63,5	184	1 591	106
B. stellatus	0,3	8	0	4	106	304

шей их численностью по сравнению с остальными конкурентами G. fl. pallasi.

Таблица 11. Относительное значение мгновенной силы пищевой конкуренции Gobiidae в Северном Каспии летом 1934 г.

Table 11. Relative force of the concurrence between the Gobiidae in the northern Kaspian Sea. Summer 1934

	G. pallasi	G. caspius	G. kessleri	G. mel. affinis	B. macrocephalus	B. stellatus
G. fl. pallasi	66	47	11	20	18	0,02
G. caspius	47	2,79	1,09	3,32	1,08	0,03
G. kessleri	11	1,09	0,19	2,14	0,36	0
G. mel. affinis	23	3,32	2,14	5,54	1,10	0,04
B. macrocephalus	18,5	1,08	0,36	1,10	6,52	0
B. stellatus	0,02	0,03	0	0,04	0	0,30

По тем же двум причинам наиболее сильным конкурентом G. caspius был, кроме G. fl. pallasi, G. mel. affinis. G. kessleri наиболее сильно конкурировал опять-таки с этими же двумя видами. У G. mel. affinis наиболее острая конкуренция была с остальными тремя видами этого рода, особенно с G. fl. pallasi.

B. macrocephalus сильно конкурировал только с G. fl. pallasi. Причины этого мы уже указали и, наконец, B. stellatus, благодаря специфическому для Gobiidae Северного Каспия характеру своего питания, а также положению своих пастбищных, ни с кем из остальных видов этого семейства сильно не конкурировал. Если бы его пастбища совпадали с таковыми B. macrocephalus, то, как показывает табл. 10, конкуренция его с этим последним видом была бы достаточно велика.

Наиболее острая внутривидовая конкуренция наблюдалась у G. fl. pallasi (большая численность вида), у G. mel. affinis (очень острая конкуренция из-за Chironomidae) и у B. macrocephalus (острая конкуренция из-за Gastropoda). У остальных видов она невелика. Странным на первый взгляд может показаться то, что у всех видов, кроме G. fl. pallasi и B. macrocephalus, внутривидовая конкуренция слабее, чем конкуренция тех же видов с некоторыми другими наиболее многочисленными. Объясняется это исключительно малочисленностью

этих видов. Действительно, если мы посмотрим табл. 10, в которой численность видов не учтена, то увидим, что внутривидовая конкуренция везде окажется сильнее межвидовой. Исключение будет составлять уже только один G. stellatus, но и это находит свое объяснение в том, что в питании этого вида большое значение (26%) имеют рыбы, силу конкуренции из-за которых мы на сегодня учесть еще не можем. Но даже если по табл. 11 мы учтем среднее значение внутривидовой, внутриродовой и межродовой конкуренции, то окажется, что внутривидовая конкуренция в пределах рода Gobius в среднем равна 17,5 условным единицам, межвидовая конкуренция в пределах того же рода — 12,5 и межродовая конкуренция между представителями родов Gobius и Banthophilus — только 2,3. Даже при учете весьма различной численности отдельных видов внутривидовая конкуренция все же оказывается в среднем выше межвидовой, и последняя значительно выше межродовой.

В табл. 12 полученные нами суммарные данные по силе пищевой конкуренции между отдельными формами Gobiidae даны в развернутом виде, по отдельным группам пищевых организмов. Мы можем, благодаря этому, не только судить об общей силе конкуренции, но также и о том, за счет каких именно групп пищевых организмов эта конкуренция была наиболее интенсивна. Кроме того, в последней графе этой таблицы даны средние значения силы конкуренции для всех Gobiidae. Для того чтобы избежать большого числа нолей, все цифры этой таблицы помножены на 100.

Таблица 12. Мгновенная сила пищевой конкуренции Gobiidae Северного Каспия (относительное значение).

Table 12. Relative force of food-concurrence between the Gobiidae in the northern Kaspian Sea

	G. fluviatilis pallasi					G. caspius				G. kessleri		G. mel. affinis		Gobiidae
	G. caspius	G. kessleri	G. mel. affinis	B. macrocephalus	B. stellatus	G. kessleri	G. mel. affinis	B. macrocephalus	B. stellatus	G. mel. affinis	B. macrocephalus	B. macrocephalus	B. stellatus	mean
Gammaridae	1 680	902,3	934	607 6	0	50	198	56,3	0	104,4	28	42	0	355
Cumacea	2 742	0	736	790	0	0	83	42,5	0	0	0	24	0	340
Corophiidae	7,8	0	300,4	194,7	0	0	0,2	2,4	0	0	0	3,6	0	39
Mysidae	230,4	212,4	32,2	0	0	35	6,1	0	0	1,8	0	0	0	40
Crustacea	4 660	1 115	2002,6	1 592	0	94	287	101	0	106	28	69,6	0	774
Adacna	1,2	0	0	0,9	1,2	0	0	1,9	2,2	0	0	0	0	0,57
Monodacna	0	0	0,46	1,2	0,4	0	0	0	0	0	0	2,9	3,06	0,64
Didacna	0,3	0	0,18	2,5	0,3	0	0,4	0,2	0,5	0	0	0,18	0,63	0,23
Cardium	6,6	7,1	8,28	5,6	0	15,2	44	5,4	0	103,5	7,6	10,5	0	16,4
Dreissena	0	10,6	8,28	0,25	0	0	0	0	0	4,7	0,01	0,03	0	1,84
Mytilaster	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Gastropoda	0	0	5,98	155	0	0	0	0	0	0	0	10,8	0	13,2
Mollusca	8	17,7	23,2	165	1,9	15,2	44,4	7,5	2,7	108	7,61	24	3,69	33
Vermes	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Chironomidae	0	0	262,2	93	0	0	0	0	0	0	0	16,2	0	29
Сумма Sum	4 668	1 133	2 288	1 851	1,9	109	332	108,5	2,7	214	35,6	109,8	3,69	836

Мы видим, во-первых, что во всех случаях конкуренции бычков (род. Gobius) между собой первое место в этой конкуренции занимают ракообразные. Моллюски отступают при этом на последнее место. Только в случае конкуренции бычков с пуголовками и, в частности, с B. macrocephalus сила конкуренции из-за моллюсков сравнивается с таковой из-за ракообразных, а иногда даже превосходит ее. Среди последней группы наиболее острая конкуренция происходит из-за Gammaridae и Cumacea и значительно (примерно в 9 раз) более слабая из-за Corophiidae и Mysidae. Так как, вследствие недостатков дночерпателя как количественного орудия лова, нам пришлось оперировать с преуменьшенными значениями биомассы Gammaridae и особенно Mysidae, и значения силы пищевой конкуренции из-за этих групп нами, благодаря этому, соответственно преувеличены, то мы можем думать, что в отношении этой силы отдельные группы ракообразных располагались в следующем порядке: Cumacea, Gammaridae, Corophiidae и Mysidae.

Что касается моллюсков, то сколько-нибудь значительная пищевая конкуренция разыгрывалась только вокруг Castropoda, Dreissena и Cardium. В некоторых случаях острая межвидовая конкуренция происходила, кроме того, из-за личинок Chironomidae. В среднем сила межвидовой конкуренции из-за них почти не уступает силе конкуренции из-за всех моллюсков в целом.

Мы пришли, таким образом, к тому выводу, что Gobiidae в Северном Каспии весьма неравномерно конкурируют из-за разных групп своих пищевых организмов. Конкуренция из-за ракообразных значительно сильнее, чем из-за моллюсков. Разница в цифрах при этом так велика, что не может быть объяснена никаким недоучетом биомассы ракообразных дночерпателем. Если бы мы добавили к Gobiidae леща и осетровых, то полученные нами диспропорции в использовании отдельных частей бентоса Северного Каспия еще усилились бы и мы пришли бы к убеждению о недоиспользовании большинством бентофагов Северного Каспия биомассы моллюсков за счет значительно более интенсивного использования ракообразных. Зато если мы охватим нашими вычислениями также и моллюскоеда — воблу, то указанная диспропорция, как это можно предвидеть заранее, или совсем, или во всяком случае в значительной степени сгладится. И действительно, только значительным недоиспользованием остальными бентофагами моллюсков мы можем объяснить беспримерное среди других водоемов распространение не только в предустьевых пространствах, но также и в открытых частях Северного Каспия — плотвы (воблы).

Совершенно очевидно, что только какие-то исключительные черты кормового баланса этой части водоема могли повести за собой подобное распространение, аналогичного которому мы не находим нигде в пределах всего ареала распространения этого вида. И то, что наши вычисления подводят количественную базу под понимание этого явления, свидетельствует до некоторой степени о правильности с чисто биологической точки зрения полученных нами результатов. Вообще же полученные числа дают представление только о силе внутривидовой и межвидовой конкуренции, но не об истинном напряжении в использовании отдельных частей кормовой базы, так как для определения этой последней величины у нас нехватает знания репродуцирующей способности отдельных групп пищевых организмов, несомненно весьма различной в пределах разных групп или даже видов.

Заканчивая наши рассуждения, необходимо со всей серьезностью подчеркнуть следующее: впервые приступая к количественному определению силы пищевой конкуренции, мы могли надеяться найти путь к разрешению этих сложнейших вопросов, только предельно

упростив их. Нами совершенно сознательно был введен поэтому целый ряд допущений и очень большой ряд усложняющих обстоятельств был отброшен. Нами не были затронуты вопросы локальных и сезонных изменений в пищевых взаимоотношениях. Мы не коснулись сложнейшего вопроса о биологической пластичности видов. Нами совершенно сознательно была, далее, оставлена в стороне вся теоретическая сторона дела. По нашему глубокому убеждению, прежде чем строить теории, мы должны знать явление, а для того чтобы знать его, мы должны уметь измерять его.

Все приведенные нами вычисления и рассуждения ни в какой степени не разрешают, таким образом, и не претендуют на разрешение всей проблемы пищевых взаимоотношений в целом. Это скорее поиски пути к ее разрешению, чем само разрешение. Тем не менее в качестве первой попытки подойти к этой проблеме в море с некоторой числовой оценкой она, по нашему мнению, все же представляет собой известный интерес, тем более что совершенно очевиден тот факт, что только количественное разрешение проблемы пищевых взаимоотношений даст нам возможность сознательного и рационального использования биологических ресурсов моря и сознательного же воздействия на них в смысле увеличения биологической продуктивности моря.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арнольди Л. В. и Фортунатова К. В., ДАН СССР, XII, № 8, 1937. — 2. Белогуров А. Я., Питание осетровых рыб в Каспийском море. Рукопись, 1935. — 3. Белогуров А. Я., Питание осетровых рыб Северного Каспия (по материалам, собранным в 1935 г.). Рукопись, 1936. — 4. Берг Л. С., Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран, 1916, 1923 и 1932. — 5. Blegvad H., Rep. of the Dan. Biol. Stat., v. 24, 1916. — 6. Blegvad H., Rep. of the Dan. Biol. Stat., v. 34, 1928. — 7. Borcea I., Annales scientifiques de l'université de Yassy, T. 19, Fac. 1—4, 1933. — 8. Борисенко А., Питание бычков в Тендровском и Егорлыцком заливах. Рукопись. — 9. Бородин Н., Отчет об экскурсии с зоологической целью летом 1895 г. на крейсере «Уралец» в северной части Каспийского моря. Вест. рыбопромышленности, № 1, 1897. — 10. Воробьев В. П., Питание Gobius melanostomus Азовского моря. Рукопись, 1934. — 11. Воробьев В. П., Распределение леща в Азовском море в связи с питанием. Рукопись, 1936. — 12. Воробьев В. П., Зоологический журнал, т. XVI, в. 1, 1937. — 13. Державин А. Н., Севрюга (Acipenser stellatus). Биологический очерк. Изв. Бакинской ихтиологической лаборатории, т. 1, 1922. — 14. Желтенкова М. В., Питание воблы (R. r. caspicus) Северного Каспия. Рукопись, 1937. — 15. Зенкевич Л. А. (под редакц. и др.). Материалы по питанию рыб Баренцова моря. Доклады I сессии Государственного океанографического института, 1931. — 16. Ильин Б. С., Бычки (Fam. Gobiidae) Азовского и Черного морей, ч. 1. Рукопись. — 17. Карпевич А. Ф., Физиологический журнал СССР, т. XXI, № 1. — 18. Карпевич А. Ф. и Бокова Е. Н., Зоологический журнал, т. XV, в. 1, 1936. — 19. Карпевич А. Ф. и Бокова Е. Н., Зоологический журнал, т. XVI, в. 1, 1937. — 20. Киналев Н. М., Зоологический журнал, т. 16, в. 4, 1937. — 21. Куличенко И. И., Биология бычков Северного Каспия. Рукопись 1935. — 22. Larsen K., Rep. of the Dan. Biol. Stat., v. 41, 1936. — 23. Мейен В. А., Карзинкин Г. С., Иванов В. С., Липин А. Н., Зоологический журнал, т. XVI, в. 2, 1937. — 24. Мухортова В., Питание леща Северного Каспия весной 1935 г. Рукопись, 1936. — 25. Павлова А. Е., Питание судака Северного Каспия. Рукопись, 1936. — 26. Ritchie A., Fishery Board for Scottland. Scient. Invest., № 11, 1937. — 27. Savage R., Fishery Investigations, Ser. 2, v. 12, № 3, 1931. — 28. Scott A., Food of Port Erin Mackerel in 1919, Rep. f. 1919 on the Lancashire Sea—Fish. Labor. at the Univ. of Livérpool., № 28. — 29. Scott Th., Observations on the food of fishes. Fishery Board f. Scotland. 20 Ann. Rep., p. 3, 1901/02. — 30. Смирнов Н., Отчет о деятельности Мангишлакской станции Каспийской экспедиции. Труды Каспийской экспедиции 1904 г., т. I, 1907. — 31. Солдатов В. К., Рыбы и рыбные промыслы. Курс частной ихтиологии, 1928. — 32. Hildebrand S. F. and Shroeder W. C., Bull. of the U. S. Bur. of Fisheries, v. 43, p. 1, 1927/28.

FOOD AND FOOD PREFERENCE OF SOME GOBIIDAE OF THE CASPIAN SEA

By. A. A. Shoryigin

The Laboratory of Sea Benthos, Institute of Fisheries and Oceanography

Summary

The paper contains a brief numerical account of the food of 19 species of Gobiidae from the Northern, Central and Southern parts of the Caspian sea (Tables 1 and 2). It was based on 1938 inspections of the intestines. The material obtained was treated according to the method suggested by Blegrad in 1916, worked out by Zenkevitch (15). We see from Table 2 that the genera Proterorhinus, Gobius, Mesogobius, Knipowitchia, Caspiosoma, Hyrcanogobius consumed mostly Crustacea; the genus Benthophilus feeds on molluscs and Anathirostrum is a fish consumer. The Figs. 1, 2, 3 show the changes in the character of the food with the increase of the length of the fish of the five most common species. The consumption of Crustacea decreases with age, proceeding more rapidly in Benthophilus and slower in G. fl. pallasi and G. caspius. On the contrary, the consumption of fish (Fig. 3) increases with age. It is the quickest and most intensive in G. kessleri and somewhat less in G. fl. pallasi and G. caspius. If the Benthophilus consume fish, they do it in insignificant quantities. With them the consumption of molluscs greatly increases with age (Fig. 2), as well as in G. mel. affinis. G. fl. pallasi and G. caspius consume molluscs only in middle age. A comparision with the data for other seas showed that the food of the Gobiidae is of the same character as in the Caspian Sea. A comparison of the food of G. melanostomus in the Caspian, Azov and Black Sea showed (Table. 3) that not only the character of the food but even its changes with age are similar in all these seas. The only difference is that in the Black and Azov seas the larger (longer than 15 cm) G. melanostomus also shift to feeding on fish. Gobiidae are in the main Crustacea-consumers, but reaching a certain age start feeding on molluscs and worms. The large species on reaching a still more advanced age begin to feed on fish. The only exclusion is presented by Benthophilus (molluscs) and Anathirostrum and possibly Knipowitchia, which become fish consumers at a very early age.

On Fig. 4 are represented the pastures of the basic species from the North of the Caspian sea. Only the spots of intensive feeding have been outlined (the fulness index 100). The author calls «pasture» the place of the actual feeding of the fish and food region the places where the animals, on which the fish feed, live. The map shows that the pastures of various species coincide to a great extent. The same results have been obtained after an analysis of the changes in the character of the food of various species at various depths.

The author made a numeral comparison of the quantitative content of the bentos and food of the basic species and calculated the index of food preference. This index is obtained by the division of the percentage occupied by the weight of the representatives of a given organism in the intestine content by the percentage of the weight of the animals, occupied by them in the benthos (see Tables 5 and 6). Table 5 shows that the Gobiidae possess a marked preference for the Crustacea, except B. stellatus. Even such pronounced mollusc-consumers as G. mel. affinis and B. macrocephallus do not present any exclusion in this respect.

The indices for Mysidae are greatly exaggerated owing to a defective calculation, which was due to incomplete work of the bottom-

sampler. The food preference greatly varies in different localities, these change depending on the ichtyofauna of separate regions and local changes in the fauna of food organisms.

The second task set by the author is to determine between what species these is a strong competition and to what food organism it is due and also establish the intensity of their competition. Knowing the food content (in % of weight), it is very simple to establish the degree of similarity in the food of various species. The figure showing the percent of coincidence in the food of two species is designated by fc (food coincidence coefficient). Fig. 6 shows the graphic way of calculating thus index. It equals the sum of smaller percent, irrespectively of the species to which the food belongs. The value depends on the accuracy with which the food had been determined. The most accurate is the fc, determined on the basis of food determined up to the species name. Unfortunately, this in not always possible. Table 8 shows the degree of similarity of the food (in % of its weight) in different species. Moreover, this table shows that the food of one genus is more similar than that of different species. The similarity of food of species of the genus Gobius reaches 46% and 39.5% for Benthophilus, while the mean similarity between the food of the species Gobius with that of Benthophilus is only 16%.

With age the similarity in the character of food of the two species in Gobiidae usually decreases. The degree of similarity in food does not allow us to judge of the intensity of the competition, as the relation between the demand in food and its available amount is also significant. It is necessary to distinguish two properties of the competition: volume and tension of the competition. The volume is equal to the relation of the part of food ration, causing competition to the general food ration of the consumers. The tension is equal to the relation of the necessity in food causing competition to its available amount. The resulting value is directly proportional to the volume as well to the tension of competition and must, therefore, be expressed by the product of there two values. fc is equal to the volume of competition, while the tension must be defined. At present we are able to determine only the relative value of the tension for a short period of time. The whole process of calculation of the momentous tension and intensity of the food competition existing between separate species Gobiidae is described in the paper (Tables 9—14). Table 13 shows the relative intensity of the competition and table 14 the organism causing the strongest competition. The intergenus competition of the species of the genus Gobius equals on the average 17.5 conditional units, while the competition between the species within genus equals 12.5 units and the competition of the species Gobius with the species Benthophilus equals only 2, 3 units.

The intergenus competition of the not abundand species is weaker than their competition with the numerous species. This is explained by the fact that the difference of their food is considerably less than the difference in their number. It proved that the strongest competition is caused by the Crustacea and a considerably weaker one by molluscs (Table 14). This explains the fact that the mollusc consumer R. rutilus caspius, is so widely as no where else spread in the North of the Caspian sea.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVIII 1939 г. ВЫП. I

МАТЕРИАЛЫ ПО ГЕОГРАФИЧЕСКОМУ РАСПРОСТРАНЕНИЮ ВОДНЫХ ЖИВОТНЫХ СССР[1]

5. О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРОСТРАНЕНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ MALACOSTRACA ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Я. А. Бирштейн
Кафедра зоологии беспозвоночных МГУ

1. Введение

Пресноводные высшие ракообразные постоянно привлекали внимание зоогеографов. Отсутствие покоющихся стадий, позволяющих другим водным животным, как, например, низшим ракообразным, переживать высыхание и замерзание, переноситься на далекие расстояния при помощи ветра, на лапках птиц и т. д., а также ограниченная способность к расселению делает Malacostraca в большей степени пригодной для анализа исторических причин, определивших географическое распространение отдельных видов. В частности вопрос о происхождении морских элементов в пресных водах разрешался главным образом по отношению к высшим ракообразным.

Разнообразие и обилие представителей Malacostraca в пресных водах Дальнего Востока может помочь выяснить вопрос о характере и происхождении замечательной пресноводной фауны этого края. Между тем в литературе до сих пор не имеется четкого зоогеографического анализа дальневосточных пресноводных Malacostraca, несмотря на сравнительно большое количество фаунистических данных, сведенных 8 лет тому назад А. Н. Державиным (19). С тех пор отдельные дополнения были сделаны по Isopoda Е. Ф. Гурьяновой (13), по Decapoda А. Т. Булдовским (9), Л. Г. Виноградовым и мною (3) и по Talitridae А. Н. Державиным (20). В то же время в иностранной литературе появилось несколько работ, осветивших распространение некоторых наших видов вне пределов СССР и, кроме того, заставляющих пересмотреть их систематическое положение. Обработав имевшийся в моем распоряжении небольшой материал в свете всех этих данных, я попытался наметить некоторые основные зоогеографические особенности дальневосточных пресноводных Malacostraca.

2. Обзор материала

Материалом для настоящей работы послужили переданные мне на обработку сборы гидробиологического отделения ДВФАН из низовьев р. Амура, сборы А. Я. Таранца с о. Сахалина, мелкие сборы С. К. Клумова и Г. А. Булатова и, наконец, мои собственные сборы с восточного побережья Камчатки, произведенные в 1931 г. После обработки этих материалов список пресноводных Malacostraca советского Дальнего Востока будет следующий:

[1] Л. Зенкевич, Зоол. журн, XII, 1933; 2) Я. Бирштейн и Л. Виноградов Ibid., XIII, 1934; 3) L. Zenkewitsch, Zool. Anz., Bd. 105, 1935; 4) Я. Бирштейн, Зоол., журн., XIV, 1935.

Mysidacea

1. Neomysis intermedia (Czern.)
2. Neomysis mirabilis (Czern.)
3. Mysis oculata relicta (Lovén)

Cumacea

4. Lamprops korroensis Derzh.

Isopoda

5. Asellus hilgendorfi Bov.
6. Mesidothea entomon orientalis Gurjan.
7. Idothea ochotensis Brandt
8. Neosphaeroma oregonensis (Dana)
9. Neosphaeroma ovata Gurjan
10. Cyathura carinata (Kröyer)
11. Paranthura japonica Rich.

Decapoda

12. Cambaroides dauricus dauricus (Pallas)
13. Cambaroides dauricus wladiwostokiensis Birst & Win.
14. Cambaroides dauricus koshewnikowi Birst & Win.
15. Cambaroides schrencki Kessler
16. Leander modestus Heller
17. Leander paucinds De Haan
18. Palaemon superbus Heller
19. Palaemonetes sinensis Sollaud
20. Eriocheir japonicus De Haan
21. Helice tridens De Haan

Amphipoda

22. Paramoera udehe (Derzh.)
23. Pontoporeia affinis Lindstr.
24. Synurella stadukhini (Derzh.)
25. Crangonyx arsenjevi (Derzh.)
26. Pseudocrangonyx bohaensis (Derzh.)
27. Gammarus lacustris G. O. S.
28. Gammarus pulex suifunensis (Mart.)
29. Anisogammarus kygi (Derzh.)
30. Anisogammarus (?) locustoides (Brandt)
31. Anisogammarus schmidti (Derzh.)
32. Anisogammarus pribilofensis (Pearse)
33. Anisogammarus subcarinatus (Bate)
34. Gammaracanthus loricatus lacustris (G. O. S.)
35. Orchestia ochotensis Brandt
36. Talorchestia crassicornis Derzh.
37. Allorchestes moskvitini Derzh.
38. Allorchestes vladimiri Derzh.
39. Kamaka kuthae Derzh.

Приведу систематические заметки по некоторым из этих форм, необходимые для дальнейших зоогеографических соображений.

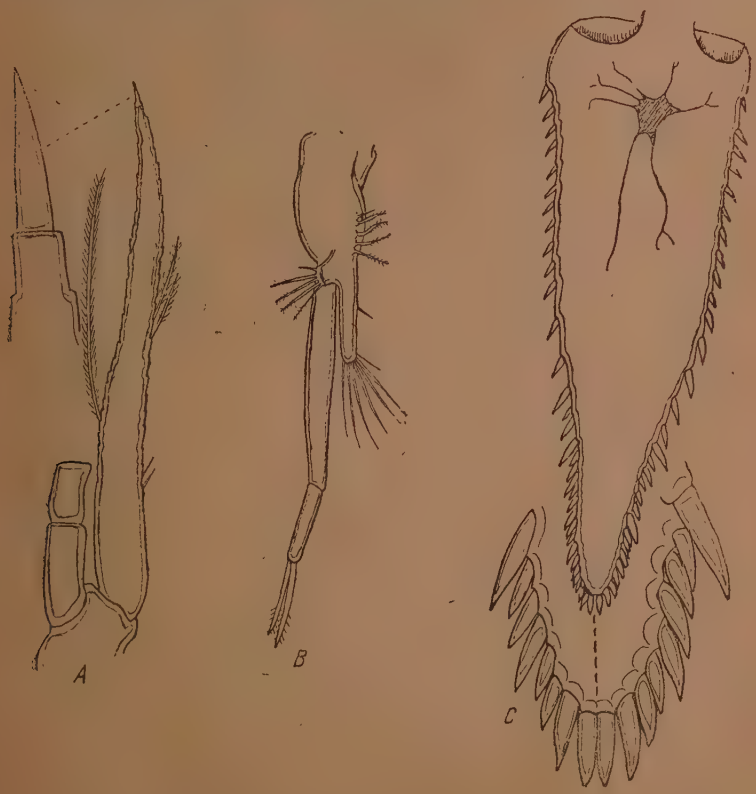

Рис. 1. Neomysis mirabilis (Czern.). *A* — антеннальная чешуйка, *B* — 4 плеопод ♂, *C* — тельзон

Отр. Mysidacea, сем. Mysidae

1. Neomysis intermedia (Czerniawsky)

Tattersall (34) показал, что N. intermedia и N. awatschensis не являются синонимами, как это думал Державин. В наших пресноводных водоемах встречаются, повидимому, только N. intermedia. Оба вида очень близки друг к другу и вопрос об их самостоятельности нельзя считать окончательно решенным.

Распространение: все восточное советское побережье Азии до Анадыря включительно (Державин, 1930), Сахалин, о-ва Шантарские и Курильские (Uéno, 1936), Япония (Tattersall, 1921; Nakazawa, 1910; Marukawa, 1928).

2. Neomysis mirabilis (Czerniawsky) (рис. 1).

Этот вид описан из залива Де-Кастри (42). Он чрезвычайно близок к N. japonica Nakazawa из Японии и к N. kadiakensis Ortmann, населяющей западное побережье Северной Америки. Tattersall допускает даже тождественность N. mirabilis и N. kadiakensis, указывая, что эти виды отличаются только длиной шипов по бокам тельзона и его формой. Однако у N. kadiakensis тельзон кончается 4 шипами, из которых внутренние вдвое короче наружных, а у N. mirabilis — двумя шипами. Кроме того, эндоподит 4 плеопода ♂ N. mirabilis несет по наружному краю значительно меньше щетинок, чем у N. kadiakensis. Этого достаточно для того, чтобы считать оба вида самостоятельными.

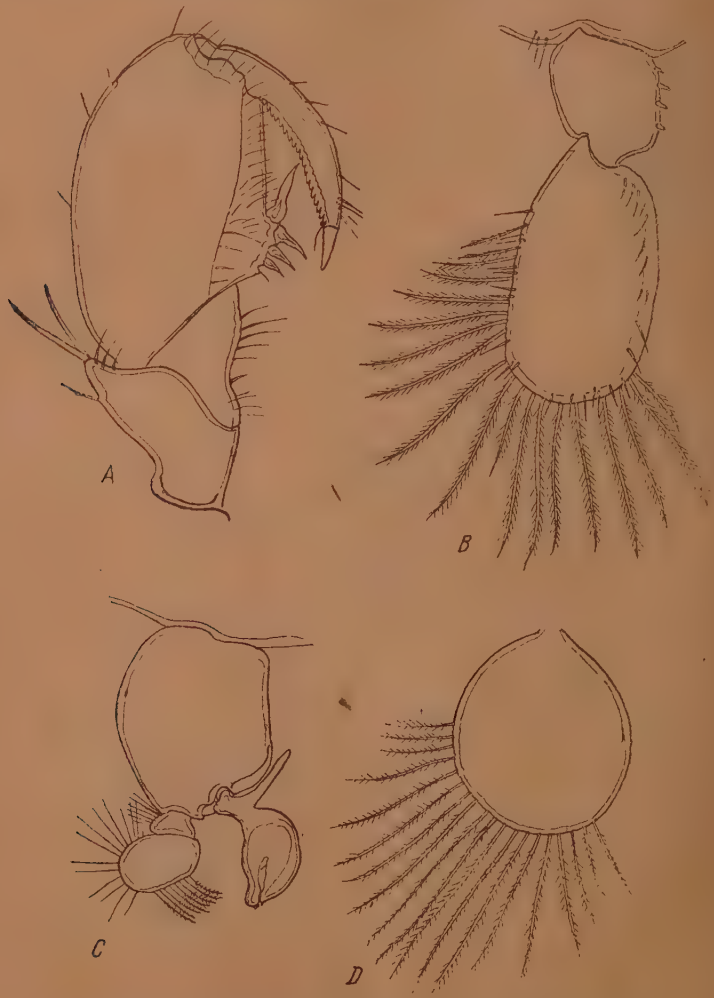

Рис. 2. Asellus (Asellus) hilgendorfii Bovallius. *A* — конец 1 переопода, *B*—1 плеопод, *C*—2 плеопод ♂, *D*—2 плеопод ♀

В моем распоряжении был материал, собранный А. Я. Таранцом в заливе Даги (о-в Сахалин) в опресненной зоне. Вид этот известен также из опресненных вод Амурского лимана и Сахалинского залива (40).

Отр. Isopoda, сем. Asellidae

3. Asellus (s. str.) hingeldorfi Bovallius (рис. 2)

Дальневосточный водяной ослик хорошо отличается от европейского A. aquaticus (L.), он описан из Японии еще в 1888 г. (5).

Впоследствии вид этот изображался и описывался под именем A. aquaticus (L.) из Японии (33) и Китая (48) и под именем A. nipponensis Nicholls из Японии (29). Сравнив Asellus из бассейна Амура, с Сахалина и из Японии (сборы А. Державина из окрестностей Хакодате), я не нашел между ними никакой разницы. По Державину Asellus встречается по всему материковому побережью за исключением Камчатки и на Шантарских островах. Я располагал обширным материалом из бассейнов рек Амура и Сунгач, с о-ва Сахалина (бассейн реки Тыми) и из Японии.

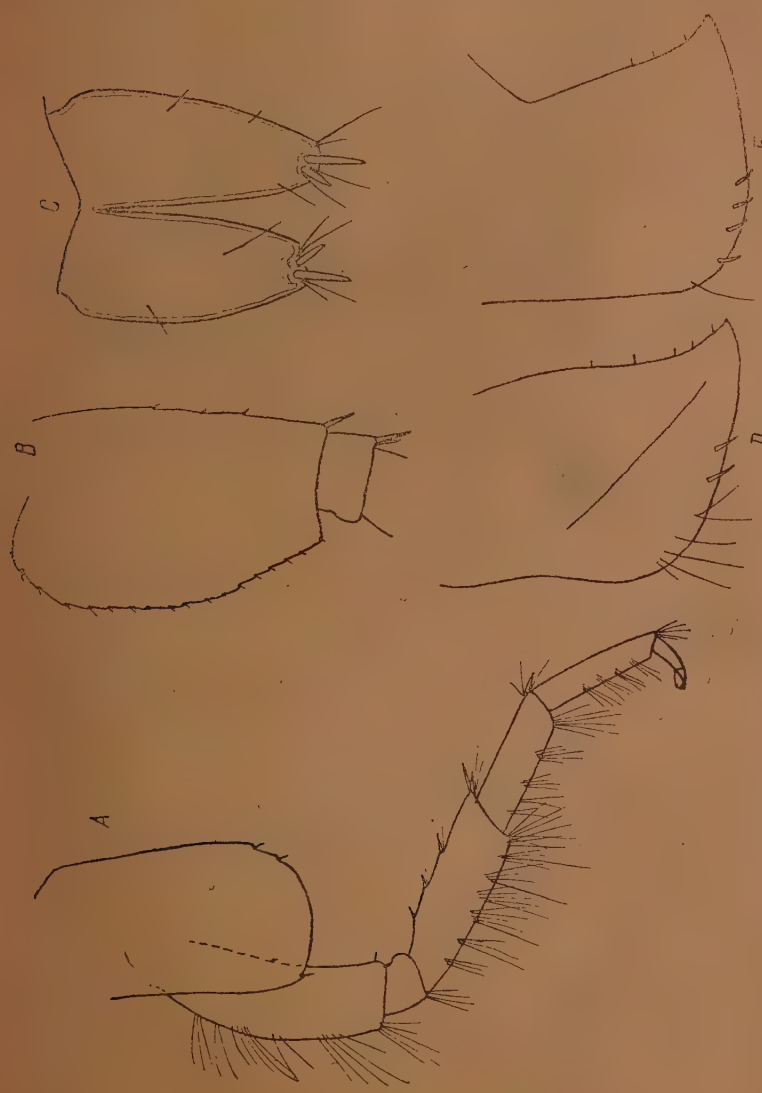

Рис. 3. Gammarus (Rivulogammarus) lacustris G. O. Sars. *A* — 3 переопод, *B* — основание 7 переопода, *C* — телзон, *D* — 2 эпимер, *E* — 3 эпимер

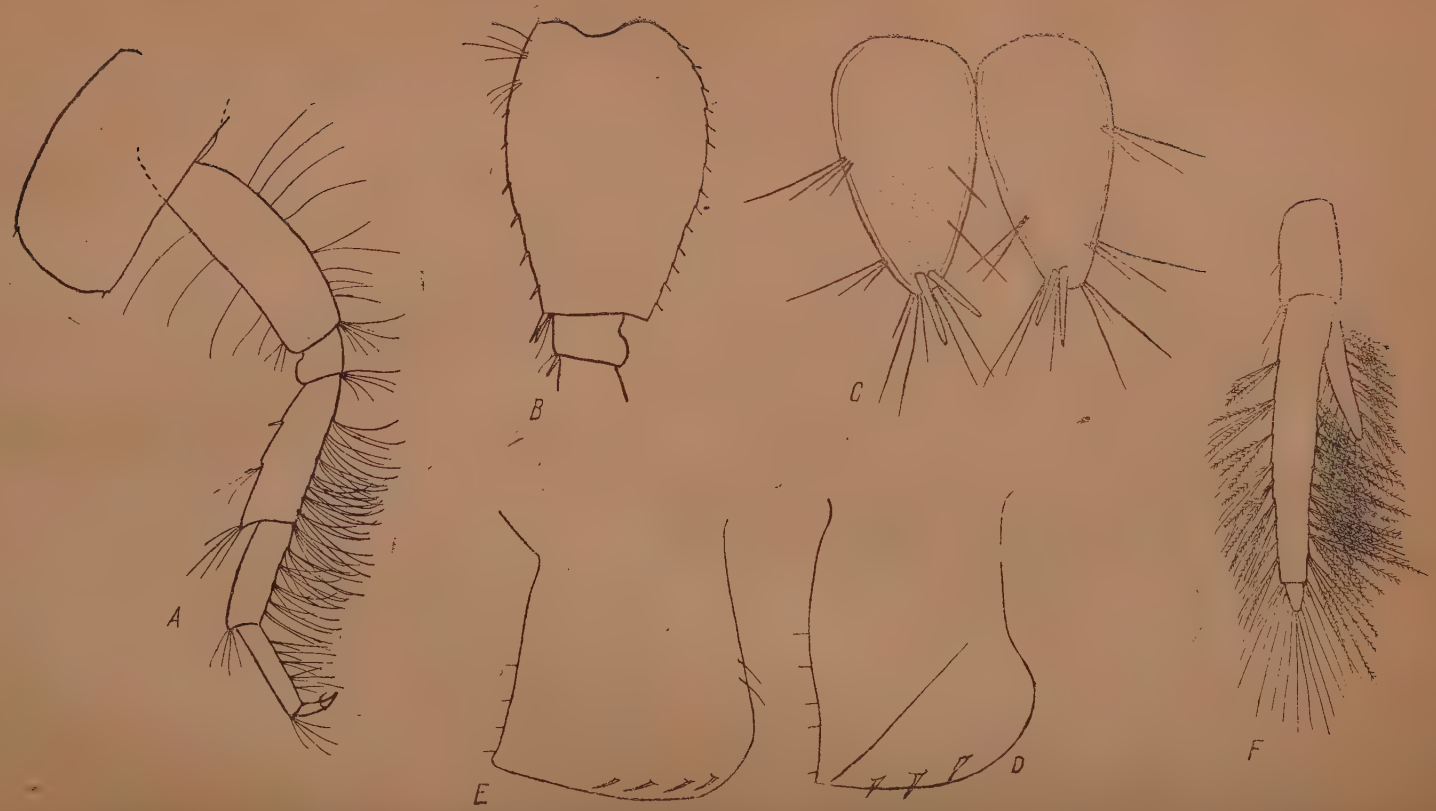

Рис. 4. Gammarus (Rivulogammarus) pulex suifunensis (Martynov). *A* — 3 переопод, *B* — основание 7 переопода, *C* — тельзон, *D* — 2 эпимер, *E* — 3 эпимер, 3 уропод

Отр. Amphipoda, сем. Gammaridae

4. Gammarus (Rivulogammarus) lacustris G. O. Sars (рис. 3)

В последнее время Schellenberg в своих ревизиях пресноводных бокоплавов (44, 46, 47) отделил от G. pulex этот вид, описанный из Норвегии и указанный под другими названиями для Америки, Югославии и Сибири и под именем G. pulex для Японии и Гималаев. Многочисленные Gammarus из низовьев Амура, собранные ДВ ФАН, несомненно относятся к этому виду. Из наиболее характерных для него (для ♂♂) признаков следует указать на сравнительно слабую опушенность 2 антенн,

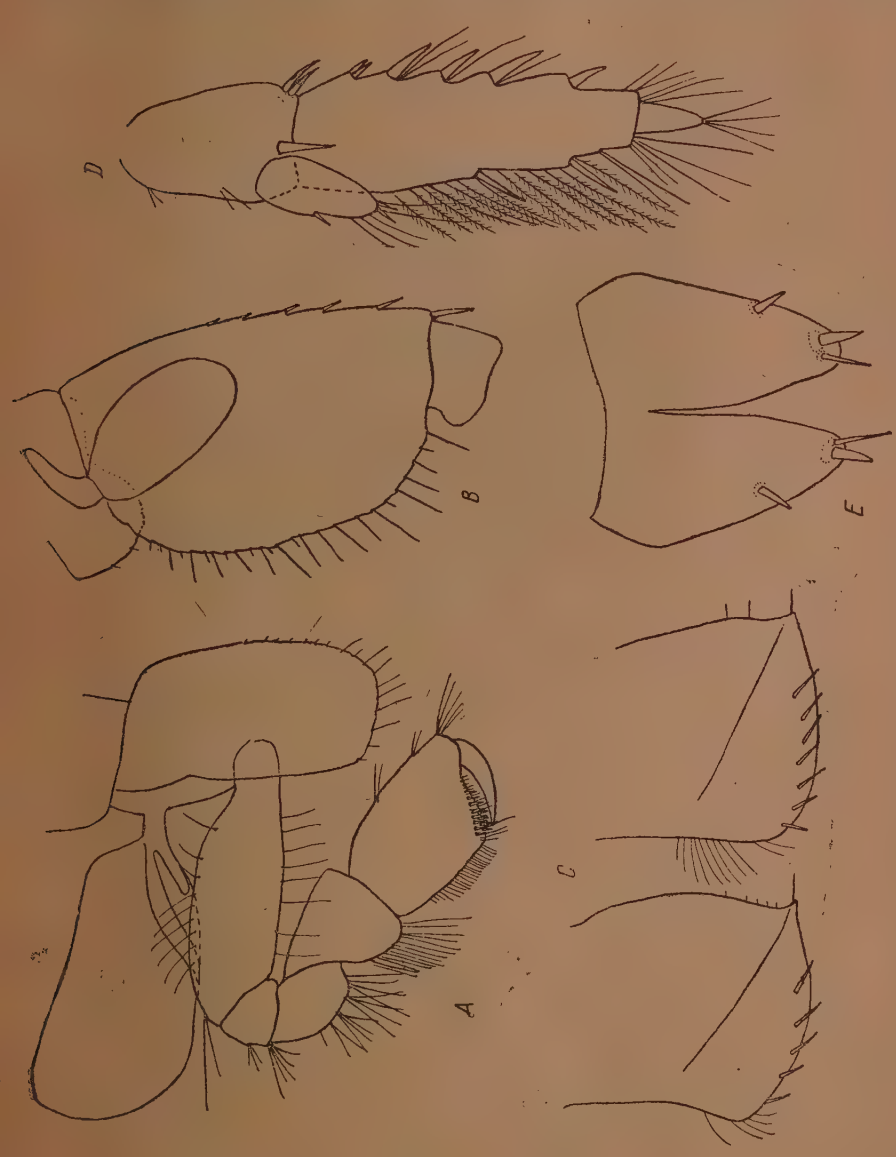

Рис. 5. Anisogammarus (Eogammarus) subcarinatus (Brte). *A* — 2 гнатопод, *B* — основание 7 переопода, *C* — 2 и 3 эпимеры, *D* — 3 урепод, *E* — тельзон

наличие всего 1—2 зубцов на переднем крае 2 и 3 коксальных пластинок, выступающий прямой задне-нижний угол базиподита последнего переопода, длинные тонкие когти 3 и 4 переопод, оттянутые задне-нижние углы 2 эпимер и удлиненные лопасти тельзона с немногочисленными короткими щетинками.

Распространение: Восточное побережье Азии, Сахалин, Камчатка, Курильские о-ва, Япония, Северная Америка, Гималаи, Тибет, Памир, дельта Лены, низовья Кары, Урал, Европейская часть СССР, Германия, Югославия.

5. Gammarus (Rivulogammarus) pulex suifunensis (Martynov) (рис. 4)

Мартынов, описавший эту форму как новый вид, сравнивает его с северо-американскими гаммаридами, указывая в качестве основного отличия значительную укороченность эндоподита 3 уропода (28). По форме и вооружению тельзона, по форме эпимер, по опушенности 2 антенны и средних переопод G. suifunensis не отличается от типичного G. pulex и должен быть отнесен к этому виду как особый подвид. Основными признаками, характеризующими этот подвид, следует считать удлиненные антенны, широкие базиподиты 5—7 переопод с хорошо выраженными задне-нижними углами [как у G. pulex gauthieri (Karaman)] и укороченный эндоподит 3 уропода [как у G. pulex fassarum (Koch)].

Распространение: окрестности ст. Океанская, Амурский лиман (мыс Пронге и мыс Сабах); описан А. Мартыновым из р. Суйфун.

6. Anisogammarus (Eogammarus) subcarinatus (Bate) (рис. 5)

Schellenberg (46) лишь предположительно отнес этот вид к роду Anisogammarus; по моему же мнению, он является типичным представителем Anisogammarus, так как обладает всеми характерными для этого рода признаками: пальцевидными выростами на жабрах (кроме жабр 7 пары переопод) и сходной формой 1—2 гнатопод, при значительно большей величине 1 гнатопода и наличии нескольких сильных шипов на пальмарном крае.

Вид распространен, по Державину, вдоль морских побережий от Суйфуна до Анадыря. Я собрал его в большом количестве в реке Хайрюзово (восточное побережье Камчатки). Описан он Bate из Берингова пролива.

7. Anisogammarus (Eogammarus) kygi (Derzhavin) (рис. 6)

В отличие от предыдущего вида на жабрах всех переопод по два отростка.

В моем распоряжении были сборы этого вида из Татарского пролива у села Успеновки на Сахалине (сборы С. К. Клумова) из реки Ича на восточном берегу Камчатки (мои сборы).

Рис. 6. Anisogammarus (Eogammarus) kygi (Derzhavin). *A* — 2 гнатопод, *B* — основание 7 переопода

По Державину этот вид распространен вдоль побережий Японского, Охотского и Берингова морей. Известен из Северной Японии и Курильских о-вов. В. Яшновым найден на Чукотском п-ве (50).

Сем. Pontogeneiidae

8. Paramoera udehe (Derzhavin)

Согласно ревизии сем. Pontogeneiidae, которую произвел в 1929 г. Schellenberg (44), кратко описанный Державиным Atyloides udehe должен быть отнесен к роду Paramoera Miers. Этот род представлен в пресных водах Австралии видом P. fontana (Saye), Аукландских о-вов — P. aucklandica (Chilton), Японии двумя видами — P. japonica (Tattersall) и P. jezoensis Uéno.

Сем. Talitridae

9. Orchestia ochotensis Brandt

Как видно из нижеприведенной таблички, описанная А. Державиным (15) O. ditmari по всей вероятности тождественна кратко описанной в 1851 г. Брандтом (7,8) O. ochotensis.

	Брандт (8)	Державин (15)
Число члеников жгута 1 антенны	5—6	6
Число члеников жгута 2 антенны	14	15—18
Проподит 2 гнатопода	... «rotundato — ovalis, margine inferiore rotundato, arcuato, edentato...».	... «широко овальный. Расширяется к ладони; последняя... дугообразно выгнута в косом направлении».

Распространение: западное и восточное побережья Камчатки, в пресной воде была известна только из р. Озерная — Перпичья; я нашел эту форму в большом количестве экземпляров в реке Иче (западное побережье Камчатки).

Отр. Decapoda, сем. Palaemonidae

10. Palaemonetes sinensis (Sollaud)

Эта креветка была описана Sollaud из пресных вод окрестностей Бейпина (31) Затем Булдовский, с одной стороны (9), и Виноградов и я — с другой (3), описали ее из оз. Ханка, в обоих случаях как новый вид (Palaemonetes chankensis Buld и P. venephicus Birst. & Win.). Работа Sollaud была нам в то время неизвестна. Сравнивая в настоящее время диагноз и рисунки Sollaud с описанными формами можно убедиться в совершенной тождественности китайской формы с экземплярами из озера Ханка.

Распространение: реки Сантахеза, Лю, Хантахеза, озеро Пир (Булдовский), озеро близ Длубихэ (Биршгейн и Виноградов), Бейпин (Sollaud) и другие пункты южного Китая.

11. Leander modestus Heller

Уже Чернявский в 1878 г. указал на близость доставленной ему из Нижней Тунгуски креветки к L. modestus из Китая. Бражников (6), описавший эту креветку как новый вид — L. czerniavskyi, пишет: «Несомненна также известная близость нашего вида к L. modestus Heller, описанному из Шанхая, хотя об идентичности их, повидимому, не может быть речи, насколько по крайней мере можно заключить из очень краткого диагноза L. modestus, а также из того факта, что обе эти формы встречены в столь отдаленных и различных в климатическом отношении местностях». Последнее обстоятельство будет разобрано ниже, что же касается отличий в диагнозах, то, сравнивая наши дальневосточные экземпляры с подробными описаниями Yu (49) и Kemp (23), не удается найти никаких существенных отличий между креветками бассейна Амура и Южного Китая. Креветок из озера Ханка и озера близ Длубихэ Виноградов и я определили как типичных L. modestus.

Этому виду присуща очень значительная экологическая изменчивость, отражающаяся особенно резко на форме и вооружении рострума и форме конца тельзона: в текучих водах, как правило, живет типичная форма с коротким прямым роструумом и тупым тельзоном, в стоячих водах — форма с удлиненным загнутым кверху роструумом, заостренным тельзоном и более длинными антеннами и переоподами. Именно эта последняя форма описана и изображена Kemp (23) из окрестностей Шанхая в качестве типичного L. modestus, а признаки первой формы он относит к молодым экземплярам (от 15 до 25 мм). В статье, посвященной пресноводным Decapoda Формозы Uéno (37) изображает обе формы, обозначая их одним названием Leander modestus[1]. Булдовский, не использовав, очевидно, иностранной литературы, считает форму текучих вод типичным L. czerniavskyi, а форму стоячих вод описывает как новый подвид L. czerniavskyi subsp. lacustris. Эту форму Виноградов и я (3) ошибочно считали типичным Leander czerniavskyi.

Распространение: бассейн Суйфуна, Амура, Уссури (в том числе Нижняя Тунгуска — приток Амура, а не сибирская река, как думал Бражников), южный Китай (Шанхай, Пай-ху, Кинкьянг, Сучжоу, Иинг, Ханчжоу), Формоза.

Таким образом и в отношении рода Leander, так же как в отношении родов Palaemon и Palaemonetes, следует подчеркнуть отсутствие эндемичных для бассейна Амура и вообще для СССР форм.

---

[1] Японский текст этой работы остался мне, к сожалению, недоступным.

Анализируя состав фауны пресноводных Malocostraca Дальнего Востока, необходимо отметить, что она слагается из нескольких генетически неоднородных групп. Удается, во-первых, отличить две основных группы: первая группа — недавние вселенцы из моря, встречающиеся в настоящее время и в пресной, и в солоноватой, и в морской воде или имеющие в море явно родственные формы, и вторая группа — древние пресноводные обитатели, не имеющие ныне родственных форм в море.

3. Морские вселенцы

К этой группе надо отнести Neomysis intermedia, N. mirabilis, Lamprops korroensis, всех представителей рода Anisogammarus, Orchestia ochotensis, Allorchestes moskvitini, A. vladimiri, Talorchestia crassicornis, Learder paucidens, L. modestus, Palaemon superbus, Crangon septemspinosa, Helice tridens и Eriocheir japonica. Сюда же примыкают Paramoera udehe, Kamaka Kuthae, Palaemonetes sinensis. Наконец, не вызывает сомнения принадлежность к этой группе нескольких высокоарктических форм (Gammaracanthus loricatus lacustris, Pontoporeia affinis, Mesidothea entomon, Mysis oculata relicta), касаться которых я не буду, так как по вопросу об их происхождении имеется соответствующая литература (12, 22).

Судя по географическому распространению перечисленных видов, вся эта группа естественно распадается на две подгруппы: А — широко распространенные формы, населяющие побережья Японского, Охотского и Берингова морей и в некоторых случаях доходящие с одной стороны до Южного Китая, а с другой — спускающиеся вдоль западного побережья Северной Америки до Калифорнии, и В — реликтовые формы, известные, с одной стороны, из среднего и южного Китая или Японии, а с другой — из бассейна Амура или реки Сомон. К последней группе относятся креветки Palaemon superbus, Leander modestus и Palaemonetes sinensis, известные только из среднего и южного Китая и бассейна Амура, и бокоплав Paramoera ubehe. В род Paramoera Schellenberg (43) объединил 9 видов, из которых 3 пресноводных населяют Японию, Австралию и Аукландские острова, остальные 6 — морские, обитающие в теплых антарктических морях. Позднее Barnard (1) описал еще 4 морских вида этого рода из районов Фальклавдских о-вов, о-вов Триста-да-Кунья и Южной Африки, что еще раз подчеркивает морскую природу Paramoera, а Uéno — 1 пресноводный японский вид. Судя по разорванному ареалу и по явной приуроченности перечисленных 4 видов только к пресной воде, их выселение из моря произошло в сравнительно отдаленные времена, во всяком случае раньше, чем видов подгруппы А.

Виды подгруппы А носят гораздо более ярко выраженный морской характер. Многие из них еще не оторвались от морской фауны и встречаются как в пресной, так и в морской воде. Рассматривая их распространение, легко найти центр их расселения. Этот центр занимает эпиконтинентальные моря Тихого океана — Японское, Охотское и Берингово.

Род Anisogammarus включает 10 видов (46): A. pribylofensis и A. subcarinatus — побережья Японского, Охотского и Берингова морей, Прибыловы о-ва, A. kygi — то же, а также Япония, A. schmidti — преимущественно восточное побережье Камчатки, A. atchensis и A. ochotensis — Охотское море, A. annandalei — северная Япония и средний Китай, A. jezoensis — северная Япония, A. confervicolus и A. ramellus — пресные воды тихоокеанского побережья Северной Америки. Точно так же около 25 видов Neomysis сосредоточены в эпиконтинентальных морях северной части Тихого океана, и среди них известная

часть, как, например, N. intermedia, N. mirabilis, N. franciscorum (синоним — N. toion Derzhavin), N. mercedis приспособлена к жизни в пресной воде. Род Lamprops и близкий к нему Hamilamprops объединяют исключительно морские виды, большинство которых тихоокеанские (41); только один вид Lamprops korroensis живет в пресной воде берингово-морского и охотского побережий Камчатки, на Сахалине, Командорских и Шантарских о-вах, а также в р. Сомон (19). Семейство Talitridae, представленное в пресных водах советского Дальнего Востока четырьмя видами (Orchestia ochotensis, Talorchestia crassicornis, Allorchestes moscvitini и A. vladimiri), также состоит главным образом из чисто морских форм, причем виды родов Allorchestes и Talorchestia населяют преимущественно Тихий океан, а A. moscvitini и A. vladimiri — единственные отчасти пресноводные представители рода. Крабы Helice tridens и Eriocheir japonicus и креветка Leander paucidens встречаются и в морской и в пресной воде в бассейне Японского моря. Среди Isopoda также есть 4 вида, заходящие в пресную воду: это, во-первых, виды тихоокеанского рода Neosphaeroma — N. oregonensis, заходящая в устья рек Советской гавани, Татарского пролива, бухты Владимир, Командорских о-вов (13), в озера Сахалина, Курильских островов (39), о-ва Попова (10) (Аляска), окрестностей Шанхая (33); N. ovata, отмеченная в устье Суйфуна и в устье реки в бухте Ольга (13); N. chinensis, описанная из реки Вангпу близ Шанхая (33) и известная из озер Курильских о-вов (35), и, во-вторых, Idothea ochotensis, найденная в озерах Курильских островов (39), и заходящие в пресную воду в бухте Ногайя Cyathura carinata и Paranthura japonica. Наконец даже Tanaidacea имеют пресноводного представителя в озерах Курильских о-вов — Tanais standfordi (39).

Таким образом в фауне Malacostraca наших восточных морей резко выражен очень богатый видами солоноватоводный комплекс широко эвригалинных форм.

Подобные солоноватоводные комплексы свойственны очень немногим морским водоемам; ничего похожего мы не находим, например, ни в Средиземном море, ни вдоль всего атлантического побережья Европы. Зато совершенно аналогичное явление имеет место в Понто-Каспийском бассейне и отчасти в окраинных морях Полярного бассейна. Причины, вызвавшие образование солоноватоводных комплексов, в этих трех случаях (да и вообще) могут быть сходными. Pelseneer (30) в свое время объяснял проникновение морской фауны в пресные воды опреснением, обусловленным тропическими ливнями; Державин считает, что морские ракообразные в реках являются реликтами или псевдореликтами третичных морских трансгрессий (16).

Нетрудно видеть, что оба эти объяснения совершенно неприменимы к нашим дальневосточным морям. О тропических ливнях говорить, разумеется, не приходится, что же касается третичных трансгрессий, то ни на Амуре, ни в Уссурийском крае они не происходили; третичные моря покрывали только Сахалин, Камчатку, Японию, Анадырский край. Связать с ними распространение солоноватоводного комплекса не удается потому, что, как видно из приведенных выше данных, солоноватоводные виды живут не только в областях, занятых когда-то трансгрессиями, но встречаются вдоль всех побережий Японского, Охотского и Берингова морей. Таким образом центрами их распространения явились сами моря, из которых сформировавшиеся еще в море виды вынуждены были в силу каких-то причин вселиться в пресные и солоноватые воды на всем протяжении морских побережий. Подтверждение этого можно между прочим видеть в распространении A. kygi на некоторых Курильских о-вах только в озерах Охотского берега при отсутствии его в озерах океанического берега (39).

Для объяснения происхождения пресноводных мизид Японии Miyadi (27) принимает их активную миграцию из моря.

Какие же причины могли вызвать вселение морских ракообразных в пресные воды? Здесь опять уместно вернуться к Понто-Каспийскому и Полярному бассейнам. Зенкевич (22) для Полярного бассейна и я (4) для Понто-Каспийского бассейна показали, что благодаря значительному опреснению, испытанному этими бассейнами при таянии великого ледника, известная часть фауны, пережившая опреснение, развила высокую степень эвригалинности и вселилась в пресные воды. Ряд геологических данных (24, 51), использованных в последнее время и в ихтиологической литературе, доказывает полное опреснение Японского и Охотского морей. Вся восточная окраина Азии в фазу первого оледенения была поднята на 700 м выше современного уровня, и Японское и, вероятно, Охотское моря представляли собой пресноводные водоемы. В межледниковое время произошло опускание суши и осолонение соединившихся с океаном эпиконтинентальных морей. Последовавшее затем в фазу второго оледенения второе поднятие суши привело к изоляции Японского моря от океана без значительного его опреснения, а затем постепенно суша и море приняли современные очертания. Есть все основания предполагать, что интересующий нас солоноватоводный комплекс сложился при ранне-четвертичном опреснении громадного морского залива, вдававшегося в третичное время глубоко в материк и занимавшего площадь современного Японского моря (24). Последовавшее в номскую фазу осолонение заставило эту фауну частично зайти в реки и эстуарии. Геологическая история Берингова моря, к сожалению, известна не в такой степени, чтобы сколько-нибудь четко представить себе, каким образом и когда это море было заселено эвригалинными высшими ракообразными, но по всей вероятности, оно прошло через те же фазы, что и Японское и Охотское.

Следует отметить еще одну особенность солоноватоводного комплекса. Виды, его составляющие, имеют явно более тепловодный южный характер, чем современная морская фауна Охотского и Берингова морей. Роды Allorchestes, Talorchestia, Orchestia, Leander, Neosphaeroma — тепловодные, преимущественно тропические; роды Neomysis, Anisogammarus представлены в южных морях целым рядом видов. Как отмечает Криштофович (24), тепловодная фауна проникала далее на север в то время, когда на месте Берингова пролива была суша и отсутствовал приток холодных арктических вод Полярного бассейна. Возникновение Берингова пролива привело, очевидно, к значительному похолоданию северной части Пацифики и отступанию тепловодной фауны на юг. Может быть, некоторая часть солоноватоводного комплекса представляет собой остатки этой тепловодной фауны. Весьма вероятно также, что отмеченное Экманом (21) для многих морских Decapoda и Uénо (39) для Tanais stanfordi разорванное «амфипацифическое» распространение — у азиатских и американских берегов Тихого океана — может быть объяснено оттеснением этих форм потоком холодных вод Полярного бассейна.

Именно таким образом Smith (32) рассматривает причины сходства между восточно- и западнотихоокеанскими морскими моллюсками.

4. Древние пресноводные обитатели

К этой группе следует отнести Gammarus lacustris, G. pulex suifunensis, Crangonyx arsenjevi, Niphargonyx bohaensis, Synurella stadukhini, Asellus hilgendorfi. Наиболее широко распространенным из этих видов является Gammarus lacustris, занимающий северную часть всей Голарктики. Согласно Schellenberg (44), G. lacustris населяет области, покрытые во время великого оледенения ледником или соприкасавшиеся

с ними. Нахождения этого вида в бассейне Амура, на Тибете, Памире, в Японии и Китае не вполне укладываются в эту гипотезу, и в настоящее время зоогеографический характер этого вида неясен. Сходное северноголарктическое распространение свойственно родам Synurella и Crangonyx с тем существенным отличием, что виды этих родов занимают значительно удаленные друг от друга узкие ареалы, разделенные часто громадными расстояниями. Особенно широко распространен род Crangonyx, виды которого известны из грунтовых вод Средней Европы, Урала, бассейна Амура, Западных и Восточных штатов Северной Америки, а также Южной Африки. Следует отметить, что не исключена возможность разделения Crangonyx на несколько родов. Зоогеографический характер рода Synurella гораздо более ясен. Synurella по существу чисто палеарктический род. Единственный американский представитель Synurella — S. johanseni известен с Аляски, соединявшийся, как уже упоминалось, в четвертичное время с азиатской сушей. Отдельные колонии Synurella могут быть объединены в две группы — западную, занимающую среднюю и восточную Европу (S. ambulans с подвидами S. tenebrarum S. dershavini и S. longidactylus), и восточную, представленную в бассейне р. Яни S. stadukhini, в дельте р. Лены S. jakutana и на Аляске S. johanseni. Такой же разрыв ареала, приходящийся на Сибирь, характерен и для распространения чисто палеарктических Gammarus pulex и подрода Asellus s. str., к которому относится дальневосточный A. hilgendorfi. G. pulex населяют западную и южную Европу, Северную Африку, Малую Азию, а на восток, повидимому, дальше Туркестана не заходят, снова появляясь только на Дальнем Востоке. Подрод Asellus s. str. представлен в Европе видом A. aquaticus, на Кавказе — A. monticola, на Дальнем Востоке — видом A. hilgendorfi, а в Сибири практически отсутствует [1]. Этими примерами только умножается число аналогичных фактов, собранных Л. С. Бергом (2). Разорванное распространение целого ряда животных и растений несомненно стоит в связи с великим оледенением Азии, которое почти не затронуло Дальнего Востока. Поэтому на Дальнем Востоке, как уже отметил Л. С. Берг, сохранилась третичная фауна, в том числе и древние Malocostraca.

Наконец следует отметить общность некоторой части фауны древнепресноводных высших ракообразных восточного края Азиатского материка, с одной стороны, и Японских о-вов и Сахалина, с другой. Это относится прежде всего к A. hilgendorfii, встречающемуся как на материке, так и на островах. Явные родственные связи с японскими формами проявляют также Niphargonyx bohaensis из родников окрестностей Никольска-Уссурийского, Владивостока, залива Де-Кастри, Камчатки и, наконец, Сахалина. Schellenberg (45) склонен считать род Niphargonyx синонимом вида Pseudocrangonyx, объединяющего три вида из Японии и один из Манчжурии. Описанный в последнее время также из Манчжурии четвертый вид того же рода стоит гораздо ближе к одному из японских видов, чем к манчжурскому P. asiaticus (30), что еще раз подчеркивает сходство материковой и островной фаун. Кроме того, Gammarus lacustris и один из видов Cambaroides (C. similis) встречаются в Японии, а C. schrencki живет как в бассейне Амура, так и на Сахалине. Эти факты, стоящие в полном соответствии с данными по распространению пресноводных рыб, можно легко объяснить, если признать недавнее пресноводное соединение материка с островами. Такое соединение действительно имело место во время обоих значительных поднятий материка в чукотскую и отчасти таймырскую фазы (24). В то же время реки бассейна Японского моря были, повиди-

[1] Нахождение вблизи Омска (Внуковский, 1929) по всей вероятности объясняется случайным завозом. Найденные там водяные ослики точно не определены.

мому, связаны с реками бассейна Желтого моря, что видно из распространения амурских креветок и некоторых других форм (например, A. hilgendorfii, не говоря уже о рыбах). Таким образом нельзя не согласиться с Е. Ф. Гурьяновой (14), которая пишет: «Не только распределение рыб, но и распределение других групп животных (например, ручейников и ракообразных) в бассейнах Амура, китайских рек и рек на островах показывает, что в общем это остатки одной общей фауны китайского происхождения и что совсем недавно на месте Японского моря была суша. Амур, вероятно, проходил иначе, чем сейчас, и впадал в Тихий океан в гораздо более южных широтах, с внешней стороны Японских островов».

Все изложенное показывает, что при разборе географического распространения дальневосточных ракообразных, так же как и рыб, приходится прибегать к геологическим данным о крупных вертикальных движениях восточного побережья Азии, происходивших в течение четвертичного времени. В ихтиологической литературе можно найти указания на то, что эти движения противоречат одному из основных положений теории Вегенера — постоянству глубин Тихого океана. Однако некоторые соображения указывают на применимость и к данному случаю теории «мобилизма». В работе, посвященной происхождению островных дуг восточного берега Азии, Lawson (25) показал, что гирлянды азиатских островов представляют собой приподнятый край материка, лежащие за ними (западнее) моря — опустившиеся участки континента, а дугообразная форма гирлянд островов объясняется пересечением с геоидом плоскости надвига, наклоненного в сторону континента. Все эти образования вызваны потерей груза, лежащего на материке, при интенсивной эрозии, причем для восстановления равновесия базальт симы двигался из-под прилегающих частей океана по направлению к материку. «Результатом такого потока должно явиться: 1) понижение дна океана над потоком, 2) появление сжимающих усилий в коре над ним и 3) поднятие берега на границе опусканий и подъема. Если сжатие будет достаточно сильным и превзойдет крепость коры, его следствием будет появление трещины разрыва вдоль границы опусканий и поднятия. Сочетание движения симы к берегу и поднятия берега определят пологий наклон разрыва к суше. Пересечение плоскости разрыва с сфероидом земли даст дугообразный след выхода трещин на поверхность. По этой трещине произойдет поддвигание симы под сиаль материка. В результате наружный край висячего бока разрыва будет приподнят и образует дугообразный хребет». «Дуга служит барьером, не позволяющим базальту океана компенсировать недостачу веса в подверженных сильной эрозии частях материка; поэтому базальтовый поток ограничен только пределами эпиконтинентального моря. Это вызывает его дальнейшее сильное опускание и придает ему геосинклинальный характер». (Пробл. советск. геологии, № 2, 1934). Точка зрения Lawson разделяется и советскими геологами (С. В. Обручев, 1934; Д. И. Мушкетов, 1935).

Представим себе, что должно произойти при оледенении края материка. Очевидно, при увеличении нагрузки базальтовый поток должен направиться из-под материка в сторону (но не дальше) эпиконтинентального моря, которое в силу своей геосинклинальной природы должно при этом подняться. И действительно, как указывалось выше, периодам оледенений соответствуют периоды мелководности эпиконтинентальных морей. При таянии ледника должен происходить обратный процесс.

Помимо такого объяснения, можно допустить еще одну возможность, также вытекающую из теории Вегенера. По всей вероятности, оледенения вызывались приближением полюса. Согласно Вегенеру (II), «если при передвижении полюсов земля не поспевает соответственно изменить свою форму, в то время как воды океана, напротив, непосредственно реагируют, то впереди смещающегося полюса должна наступить регрессия, а позади него — трансгрессия». Эти явления могут вызвать «небольшие изменения уровня, может быть, до нескольких сот метров, приводящие к поднятию или новому опусканию шельфовой области».

Таким образом трудно согласиться с тем, что вертикальные движения восточной окраины Азии в какой-нибудь степени могут поколебать теорию Вегенера.

5. Выводы

1. Систематическая обработка небольшой коллекции пресноводных Malacostraca Дальнего Востока позволяет уточнить имеющиеся в литературе списки видов этой группы. На Дальнем Востоке встречается не Asellus aquaticus, а A. hilgendorfi, не Gammarus pulex, а G. (Rivulogammarus) lacustris и G. (R) pulex suifunensis. Ряд видов, описанных как Gammarus и Carinogammarus, относится к роду Anisogammarus. Энде-

мичные креветки в бассейне Амура отсутствуют; все дальневосточные пресноводные креветки относятся к китайским видам.

2. Всех дальневосточных пресноводных Malacostraca можно разбить на две группы: 1) недавние вселенцы из моря, обитающие в настоящее время и в пресной и в соленой воде или имеющие в море явно родственные себе формы, и 2) древние пресноводные обитатели, не имеющие ныне родственных форм в море. В пределах 1-й группы можно различить две подгруппы: А) широко распространенного рода (Neomysis Lamprops, Anisogammarus, Tabitridae, Sphaeromidae, крабы) и В) реликтовые рода, виды которых раньше вселились в пресные воды (Paramoera, Palaemonidae).

3. В фауне дальневосточных пресноводных Malacostraca резко выражен богатый видами комплекс солоноватоводных широко-эвригалинных форм (1-я группа А). Подобные комплексы свойственны очень немногим морским водоемам, в частности Понто-Каспийскому и Полярному бассейнам.

4. Объяснение происхождения этого комплекса следует искать в геологической истории дальневосточных эпиконтинентальных морей, а именно в испытанном ими в фазу первого четвертичного оледенения значительном опреснении. Это опреснение заставило пережившую его часть фауны развить значительную эвригалинность и оказаться способной при последующем осолонении к вселению в пресную воду. Таким образом центрами распространения видов 1-й группы А явились окраинные моря Тихого океана. Аналогично объяснялось происхождение понто-каспийских и арктических солоноватоводных комплексов.

5. Наблюдающееся для некоторых родов и видов «амфипацифическое» распространение, так же как и более тепловодный характер всей 1-й группы, А, по сравнению с современной япономорской фауной, стоит в связи с образованием Берингова пролива, сопровождавшимся проникновением холодных вод Полярного бассейна в северную часть Тихого океана.

6. Многие виды и роды 2-й группы и 1-й группы В обладают разорванным распространением, обитая на материке, на Японских о-вах и на о. Сахалине или в бассейне Амура и в Китае. Такое распространение также находит свое объяснение в геологическом прошлом восточной Азии. Во время первого и второго оледенений острова были соединены с континентом, а Амур впадал значительно южнее, чем сейчас, и принимал в себя в качестве притоков некоторые реки Китая и Японии. В то время ареалы этих видов и родов не были еще разорваны.

7. Для ареалов некоторых видов и подродов характерны значительные широтные разрывы (Восточная Азия — Европа, Восточная Азия — Туркестан — Европа), которые зависят от четвертичного оледенения Азии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Barnard K. H., Discovery Reports, V. 1932. — 2. Берг Л. С., Зап. АН, по физ.-мат. отд., XXIV, 9, 1909. — 3. Бирштейн Я. А. и Виноградов Л. Г., Зоол. журн., XIII, 1934. — 4. Бирштейн Я. А., Ibid., XIV, 1935. — 5. Boallius C., Svensk. Vet.— Akad. Handl., XI, 5, 1888.—6. Бражников В., Зап. АН по физ.-мат. отд. XX, 1907.—7. Brandt J. F., Bull. Cl Phys.-Mathem. Ac. Imp. Sc. St. Pétersb., IX, 8—9, 1851.— 8. Brandt J. F., Middendorff's Reise in den äussersten Norden und Osten Sibiriens, II, I, 1851.— 9. Булдовский А. Г., Вестник ДВФАН, 1—2—3, 1933.— 10. Van Name W., Bull. Amer. Nat. Hist., LXXI, 1936. — 11. Вегенер А., Происхождение материков и океанов.— 12. Гурьянова Е. Ф., Исслед. морей СССР, 19, 1933.— 13. Гурьянова Е. Ф., Фауна СССР, VII, 3, 1936.—14. Гурьянова Е. Ф., Изв. АН СССР, ОМЕН, сер. геогр., 1937.—15. Державин А. Н. Русск. гидробиол. журн., II, 8—10 1923.— 16. Державин А. Н., Ibid., III, 6—7, 1924.—17. Державин А. Н., Ibid., VI, 1—2, 1927. —18. Державин А. Н., Ibid., VI, 8—10, 1927.—19. Державин А. Н. Ibid., IX, 1—3, 1930.—20. Державин

А. Н., Исслед. морей СССР, 23, 1937.—21. Ekman Sven, Tiergeographie des Meeres 1935.—22. Зенкевич Л. А., Зоол. журн., XII, 1933.—23 Kemp St., Rec. Indian Mus., XIII, 1917.—24. Криштофович А. Н., Геологический обзор стран Дальнего Востока, 1932.—25. Lawson A. C., Bull. Geol. Soc. America, XLIII, 2, 1932 [1]. 20. Мартынов А. В., Русск. гидробиол. журн., IV, 10–12, 1925.—27. Miyadi D., Bull. japan. soc. sc. jish., 1, 6, 1933.—28. Nicholls G. E., Arch. zool. exp. gén., 68, 1929.—29. Oguro J., Journ. Sc. Hirosima Univers. Ser. B., Div. I (zool.), 1938.—30. Pelsener P., Bull. Acad. Sci. Belg., 12, 1905.—31. Sollaud M. E., Bull. Mus. Hist. Nat., 2, 1912.—32. Smith J. P., Proc. Californ. Acad. Sci. (4), 9, 1919.—33. Tattersall W. M., Mem. Asiatic Soc. Bengal. VI, p. VIII, 1922.—34. Tattersall W. M., Univ. California Publicat. Zool., XXXVII, 14, 1932.—35. Uéno M., Annot. Zool. Japon., XIV, 1, 1933.—30. Uéno M., Ibid., XV, 1, 1935.—37. Uéno M. Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa, XXV, 1935.—38. Uéno M., Bull. Biogeograph. Soc. Japan, VI, 26, 1936.—39. Uéno M., Ibid., 27, 1936.—40. Утаков П. В., Бюлл. Тихоокеанск. ком-та АН СССР, 1934.—41. Zimmer C., Proc. Unit. Stat. Mus. Nat., Hist., LXXXIII, 2992 1936.—42. Чернявский Вл., Монография мизид преимущественно Российской империи, 1882–1883.—43. Schellenberg A., Zool. Anz., 85, 1929.—44. Schellenberg A., Ibid., 108, 1934.—45. Schellenberg A., Mitt. Zool. Mus. Berlin, XX, 1, 1936.—46. Schellenberg A. Zool. Anz., 117, 1937.—47. Schellenberg A., Zool. Jahrb., Abt. Syst., 65, 193[illegible].—48. Shen C. J., Bull. Fan. Mem. Inst. Biol., VII, I, 1936.—49. Yu, Shou—Chie, Bull. Soc. Zool. France, 55, 1930.—50. Яшнов В. А., Исслед. морей СССР, 22, 1935.—51 Yabe H., Proc. Acad. Tokyo, 5, № 4, 1929.

ON SOME PECULIARITIES IN THE GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF FRESH-WATER MALACOSTRACA OF THE FAR-EAST

By J. A. Birstein

Department of the Invertebrate Zoology, Moscow University

Summary

In analysing the composition of the fresh-water Malacostraca fauna of the Soviet Far-East it is possible to divide it into two heterogeneous groups: (1) Recent immigrants from the sea occurring at present in fresh, brackish and sea water or possessing in the sea closely related forms, and (2) ancient fresh-water inhabitants with no allied forms dwelling in the sea nowadays. The first group falls into two subgroups: (A) Widely distributed forms living along the coasts of the Japanese, Okhotsk and Behring Seas and on same occasions reaching southern China and California (Neomysis, Lamprops, Anisogammaras, Talitridae, Sphaeromidae, crabs), and (B) relict forms (Paramoera, Palaemonidae). It seems that species belonging to the sub-group B had migrated into fresh waters before those of the sub-group A. A survey of formos referring to those groups shows, that in the fauna of the Far-East Malacostraca a complex of brackish-water widely euryhalinic forms, rich in species, is sharply expressed. Such brackish-water complexes are proper to very few seas, e. g., to the Ponto-Caspian basin and partly to the bordering seas of the Polar basin. The hypothesis advanced for the latter (Zenkewitsch, 1933) and for the former (Birstein, 1935) may be applied in explaining the origin of the above phenomenon in the Far-East, namely that of the influence of a considerable freshening of water to which all those seas become subjected in the course of the Quaternary period. In the phase of the first glaciation the eastern borderland of Asia was raised 700 metres above the to-day level, while the Japanese and, probably, the Okhotsk and Behring Seas as well, become isolated from the ocean and their waters freshened (Yabe, 1929; Kryshtofovich, 1932). It is at that time that a certain part of the sea-fauna in developing a considerable euryhalinity, could move in fresh waters, and freshened epi-

[1] Цитировано по реферату в Проблемах советской геологии, № 2, 1934.

continental seas grew to centers of the dispersal of species belonging to the brackish-water complex. The «amphipacific» distribution as well as a more warm-water character of the whole group considered, as compared with the modern sea-fauna of the Japanese, Okhotsk and Behring Seas, is probably connected with the formation of the Behring Strait, accompanied with the penetration of cold waters of the Polar basin into the northern part of the Pacific Ocean (Smith, 1919).

A distribution both on the continent and on the Japanese Islands and Sakhalin is characteristic for some forms belonging to the group of ancient fresh-water dwellers (Asellus hilgendorfi, Gammarus lacustris, Cambaroides similis, genus Pseudocrangonyx). Such a distribution may be explained by the joining together of those islands with the continent during the first and second glaciation, when the Amur River fell into the sea much farther south than it does at present, receiving as its tributaries some rivers of China and Japan. This is also indicated by the occurrence of Chinese shrimps (Palaemon superbus, Palaemonetes sinensis, Leander modestus) and of many fishes (Berg, 1909) in the basin of the contemporary Amur.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVIII 1939 г. ВЫП. 1

К ВОПРОСУ О ВЫЖИВАНИИ ЛИЧИНОК CHIRONOMUS В ИСКУССТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

(К методике содержания личинок Chironomus plumosus L. в аквариумах)

М. Л. Грандилевская-Дексбах (Москва)

Настоящая работа была проведена на лимнологической станции в Косине с сентября 1934 по октябрь 1935 г. Работа велась под руководством Л. Л. Россолимо, предложившего выяснить, при каких условиях, в смысле плотности личинок, количества ила и воды в аквариумах, размера самих аквариумов и пр., можно достичь наименьшего отмирания личинок Ch. plumosus при содержании их в искусственных условиях.

Приступая к работе, мы сперва постарались найти литературные данные по содержанию взрослых личинок Ch. plumosus в аквариумах при обычных лабораторных условиях; однако данные в этом направлении оказались настолько скудными и несистематичными, что пришлось начинать работу с самого начала. Кроме того было необходимо выяснить те условия, при которых мы имели бы возможно меньшую гибель личинок, поскольку их отмирание влечет за собой нарушение химизма воды придонного слоя и вообще изменяет условия в аквариумах, чего необходимо избегать в ряде экспериментальных работ.

Методика проведения опытов

Для опытов обычно брались крупные личинки Chironomus, группы Plumosus (вид plumosus L.) размером в 18—22 мм, весом 25—40 мг из Белого озера в Косине[1].

Мы предпочитали иметь дело со взрослыми личинками, но не с самыми крупными, готовыми к закукливанию, поскольку последние обычно бывают очень чувствительны к изменению внешней среды и дают в аквариумах большой процент гибели. Брались личинки (уже приобретшие нормальную окраску, но без утолщения грудных сегментов) с глубины 4-5 м; предварительно — несколько дней (5—8) до постановки опыта — они выдерживались в аквариумах с илом. Ил обычно брался из тех же мест, что и личинки, дночерпателем Ekman-Birge, причем использовался большей частью верхний слой ила (4-5 см). В лаборатории ил сейчас же протряхивался (для освобождения от крупных организмов) через сито с ячеями 1,0 -1,5 мм. Затем пропущенным через сито илом осторожно, чтобы не запачкать стенок, заполнялись аквариумы. Аквариумы брались различной формы, площади и объема, вплоть до банок вместимостью 2—6 л, с притертыми и корковыми пробками. Весной и летом 1935 г. мы перешли к опытам в банках с притертыми пробками, объемом в 2-3 л, высотой 22 см, диаметром 12,5 см и площадью 1,0—1,5 дм². В различных

[1] Крупных личинок между прочим удобнее выбирать из ила и отбирать от других форм.

сериях подбирались или все одинаковые аквариумы, или наборы по 2-3 аквариума различной формы и объема. В отдельных случаях брались различные соотношения ила и воды и создавались разнообразные плотности личинок: 5—40 экземпляров на 1 дм² площади аквариума. При наливании воды в аквариумы, уже заполненные илом, мы обычно соблюдали ряд предосторожностей, чтобы по возможности совершенно не взмучивать ила, поскольку тотчас же по заполнении аквариума водой и посадки личинок необходимо было брать пробы воды для химических анализов, сопровождавших наши опыты.

При заполнении аквариумов отфильтрованная вода через воронку наливалась равномерной слабой струей на часовое стекло, укрепленное на веревочках и подвешенное над поверхностью ила на ¼—½ см; для равномерности струи воды в воронку закладывался кусочек ваты. Наливаемая таким образом в аквариумы с илом вода обычно совершенно не взмучивала ила, и спустя 20—30 минут по посадке личинок в аквариумы уже возможно было взятие воды для химических анализов. В большинстве случаев для таковых брались пробы воды в придонном слое аквариумов (0,5—0,7 см над поверхностью ила) и у поверхности воды. Анализы производились на растворенный в воде кислород, свободную углекислоту, аммиак и железо (общее, окисное и закисное). Для анализа O_2, по Винклеру, вода бралась в пикнометры емкостью 10-11 см³ и по прибавлении реактивов титровалась $^1/_{100}$ нормальным раствором гипосульфита. Для определения свободной CO_2 и железа обычно пробы брались в конические колбы емкостью в 20—30 см³. В нескольких сериях определялось также органическое вещество. Обычно в колбочки и пикнометры вода осторожно насасывалась микросифоном. В начале работы химические анализы производились Л. А. Клоковой, с апреля же 1935 г. нами. Обычно по постановке аквариумов и взятии воды для химических анализов аквариумы для затемнения от дневного света закрывались бумажными колпаками. Наравне с аквариумами с личинками в каждой серии ставились также контрольные аквариумы с илом и водой, но без личинок. В продолжение опытов химические анализы производились по мере надобности то ежедневно, то раз в 3 или 6 дней.

Наблюдения производились за деятельностью личинок в иле, за их отмиранием, причем некоторые личинки погибали в иле, некоторые же, делаясь слабыми, выходили на поверхность ила, где и умирали. Для учета живых личинок, оставшихся по окончании опыта, мы пропускали содержимое наших аквариумов через сито, выбирали как живых, так и мертвых личинок; иногда трупы погибших (во время опытов) личинок разлагались в иле под воздействием бактериальной флоры нацело.

О деятельности личинок Chironomus plumosus в иле аквариумов

Остановимся на некоторых наблюдениях над поведением личинок в иле аквариумов. Когда личинки в различных количествах сажались в аквариумы, то минут через 5—10 они уже зарывались в ил, за исключением более слабых. Зарывались они, вбуравливаясь в ил своими головными концами, и очень быстро в нем исчезали, оставляя после себя небольшие входные отверстия диаметром в 2—2,5 мм. Вскоре после зарывания личинок, начиналась их деятельность по выбрасыванию, разрыхлению и копрогенизации ила. В результате роющих движений личинок при прокладывании ходов наблюдалось выбрасывание ими ила из входных отверстий, причем из этих отверстий шел как бы непрерывный ток выбрасываемых частиц ила, об-

разующих на поверхности ила вокруг отверстий нечто вроде валиков, напоминающих кратеры вулканов. Обычно часа через 3-4 по постановке аквариумов вся поверхность ила покрывалась такими «вулканчиками». В нескольких сантиметрах от входного отверстия, мы вскоре обнаруживали другое отверстие (выходное), проделанное этой же личинкой. Часто одна и та же личинка проделывала 2-3 отверстия (выходных) для открытия своих ходов, идущих, повидимому, в различных направлениях. Вскоре над этими отверстиями начинали возвышаться прямые трубочкообразные домики личинок различной высоты, в зависимости от условий, создающихся в аквариумах[1]. Повидимому, при прокладывании своих ходов в иле личинки стараются скорее выводить выходное отверстие наружу для того, чтобы затем путем своих волнообразных движений в ходах обеспечить прохождение по ним тока воды, приносящего личинкам новые запасы кислорода, а может быть, и пищи (хотя относительно приноса с током воды пищи для личинок мнения авторов расходятся). Alsterberg, Lang Leathers считают, что с циркулирующей по ходам водой для личинок приносятся питательные вещества. Bause и Potonié отрицают эту возможность, оставляя за током воды лишь вентиляционное значение.

Ходы личинок Chironomidae прокладываются в горизонтальном и вертикальном направлении, обычно переплетаясь между собой (Bause), и залегают часто на глубине 10—15 см и более (насколько нам позволили сделать наблюдения стеклянные стенки больших аквариумов с 10—20 см слоем ила). Эти наблюдения противоречат данным Alsterberg о том, что личинки Chironomidae обычно в отличие от Oligochaeta строят свои ходы преимущественно в горизонтальном направлении на глубине не более 2-3 см. Ходы личинок не спадаются, бывают равнокалиберные; в начале их прокладывания личинки Ch. Plumosus обычно выстилают их выделениями своих слюнных желез; к этим выделениям, имеющим вид тончайших паутинных нитей, вскоре же прилипают и экскременты личинок и частицы ила, приносимые током воды, возникающим в результате волнообразных дыхательных движений личинок. Обычно ходы личинок Ch. plumosus в иле во много раз превышают длину личинки и настолько широки, что личинка может в них поворачиваться. Личинки Ch. plumosus свободно странствуют в своих ходах; обычно среди дня они держатся в более глубоких частях ила (это объясняется, повидимому, отрицательным фототропизмом взрослых личинок этой формы); к вечеру они выходят на поверхность ила и даже вылезают из своих домиков. Когда в аквариумы сажалось значительное (от 20 до 40 экземпляров на 1 дм²) количество личинок, то иногда выходных отверстий насчитывалось больше, иногда меньше количества личинок,— повидимому, одно и то же выходное отверстие может использоваться несколькими личинками. Если плотность личинок в аквариумах бывала небольшой, то по истечении нескольких дней картина построек домиков личинок мало изменялась; обычно домики так и оставались в виде вулканообразных возвышений и высота их не превышала 4—6 мм (над поверхностью ила). При больших же плотностях личинок и вообще по мере ухудшения условий в аквариумах личинки начинали возводить свои постройки, продолжая над поверхностью ила один из концов своего хода в иле. В этом случае вертикальные, изящные домики напоминают (в миниатюре) фабричные трубы, часто поднимаются над илом на 2,5—3 см и состоят из выделений слюнных желез личинок, к которым обильно прилипают частицы ила, водоросли и кусочки высшей растительности, находящейся

---

[1] Подробнее о высоте домиков как показателе условий, создающихся в аквариуме, см. выше.

в иле. Количество этих трубочкообразных построек в среднем соответствует количеству посаженных в аквариум личинок. Приблизительно через сутки по посадке личинок в ил замечалось довольно интенсивное его взрыхление личинками в результате их роющих движений и непрерывного перебрасывания и перекапывания ила при прокладывании ходов. При плотности 10 личинок на 1 дм² положенный в аквариум слой ила в 5 см за 4-5 дней взрыхлялся личинками до 6—6,5 см; при большей же плотности личинок ил взрыхлялся в 1½ и 2 раза. Обычно спустя несколько дней стояния аквариума над илом начинают скопляться некоторые вещества — железо, аммиак и др., о чем можно судить по появлению над илом мутного слоя воды. Повидимому, с этим связано возведение личинками Ch. plumosus в аквариумах высоких, трубочкообразных построек, высота которых обычно соответствует высоте слоя мути и достигает 2—2,5—3 см.

Что касается механизма постройки личинками Ch. plumosus их домиков, упомянем, что постройка вертикальных чехликов начинается с приготовления личинкой горизонтально лежащей трубки, которая затем загибается и поднимается кверху, причем горизонтальные части остаются в виде придатков, придерживающих чехлики в грунте. При неблагоприятных условиях мы могли наблюдать личинок Ch. plumosus, выставляющих переднюю часть своего тела из домиков и производящих интенсивные волнообразные дыхательные движения (у личинок Chironomidae трахейная система концентрируется исключительно в грудных сегментах — ср. Harnisch); при обычных же условиях личинки днем очень редко высовываются из ходов. Неоднократно при появлении интенсивной мути в придонном слое аквариумов нам приходилось (быстро снимая футляр с аквариума) заставать личинку, производящую упомянутые движения. Тотчас, под влиянием освещения, потревоженная личинка спадает на глубину своего илового хода, отряхивая на поверхность трубочки, вокруг ее отверстия, приставшие к личинке во время волнообразных движений частицы ила. Таким образом, может быть справедливо предположение, что, кроме активных способов возведения личинками их построек, некоторая доля механического отряхивания личинками частиц ила, приставших к их телу, имеет место и играет роль при возведении личинками их высоких домиков. Чем неблагоприятнее для личинок условия, создающиеся в придонном слое, тем чаще они должны выходить из своих трубочек и оставлять иловые частицы вокруг их отверстий, обратно уходя в них. Повидимому, таким путем отчасти достигается возведение вертикальных трубочек; мы наблюдали, что при любых плотностях личинок в аквариумах при продувании в них воздуха никогда не бывало высоких трубочкообразных домиков. Безусловно, значительное количество иловых частиц, приносимых с током воды в ходы личинок, оседает как в самих ходах, так и на поверхности трубочкообразных домиков. В литературе имеется ряд указаний (Lauterborn, Thienemann, Wesenberg-Lund) об употреблении личинками в качестве строительного материала для домиков экскрементов. Безусловно, копрогенные массы личинок идут на постройку, выстилают чехлики — ходы личинок изнутри, прилипая к секрету, выделяющемуся слюнными железами личинок, но, по всей вероятности, личинки стараются очистить свои ходы от экскрементов, препровождая их различными придатками заднего конца своего тела в глубь ходов. Wesenberg-Lund упоминает, что на дне аквариумов с личинками Chironomidae после месячного их стояния скапливался светлый слой ила, который постоянно нарастал и состоял сплошь из экскрементов личинок. Приходится заключить, что трубочкообразные постройки личинок Ch. plumosus, возвышающиеся над поверхностью ила, играют огромное вентиляционное значение и являются, в зависи-

мости от их высоты, прекрасными индикаторами условий, создающихся в придонном слое аквариумов.

Перейдем теперь к изложению данных, касающихся выживания личинок Ch. plumosus в аквариумах при различных условиях (формы и площади аквариумов, плотности населения личинок, температуры, количества ила, воды и пр.).

Выживание личинок Ch. plumosus в аквариумах различной формы и площади

Мы брали или крупные аквариумы четырехугольной формы, размером 24 × 20 × 19 см, площадью от 3,02 до 3,80 дм², или более мелкие аквариумы в форме параллелограмов, размером 10 × 16 × 21 см, площадью 1,4 дм² вплоть до узких, высоких цилиндров диаметром в 7 см, высотой в 50 см, вместимостью 1 л, площадью 0,4 дм². Обычно аквариумы наполнялись одинаковыми количествами ила и воды с одной и той же плотностью личинок. Серии продолжались от 14 до 30 дней; регулярно, через определенные промежутки времени, производились химические анализы, велись наблюдения за появлением придонной мути, за постройкой личинками их домиков и за отмиранием личинок в продолжение опыта. Результаты одной из серий сведены в табл. 1.

Таблица 1. Выживание личинок Ch. plumosus в аквариумах различной формы и площади (поставлено 15.XI.1934 г., окончено 29.XI.1934 г., длительность опыта 14 суток)

Аквариумы		Ил	Вода	Посадка личинок		Данные наблюдений					
						химический анализ 27.XI.1934 г.				отмирание личинок	
№	площадь в дм²	высота слоя ила в аквариуме в см	высота столба в см	колич. на 1 дм²	общее количество на аквариум	высота над илом в см	O_2	CO_2	NH_3	в %	на 1 дм²
1	1,4	4	12	10	14	0,5	4,45	1,51	0,0	7,1	0,7
3	1,4	4	12	10	14	0,5	3,44	1,32	0,0	1,42	1,7
5 (контр.) .	1,4	4	12	—	—	0,5	5,09	0,74	0,0	–	–
I	0,4	15	30	12	5	0,5	3,04	0,71	1,25	33,0	5,0
II	0,4	15	30	12	5	0,5	2,98	0,82	0,75	50,0	7,5
IV (контр.) .	0,4	15	30	—	—	0,5	3,83	0,74	0,0	—	–

На основании этих данных мы заключаем, что гибель личинок в узких, высоких, с небольшой площадью аквариумах, особенно в цилиндрах, гораздо значительнее, чем в обычных аквариумах круглой или четырехугольной формы, с большей площадью. Химические анализы (табл. 1) показывают, что в узких аквариумах-цилиндрах идет более интенсивное поглощение O_2 в придонном слое (сравни с контрольным аквариумом № 4); значительно увеличивается по сравнению с аквариумами большей площади количество аммиака; нарастают в высоту домики личинок. В узких, высоких сосудах и аквариумах, вероятно, имеет место явление застаивания у дна различных веществ, оказывающих, повидимому, ядовитое действие на личинок. Уже упоминалось,

что личинки реагируют на эти условия возведением длинных трубочкообразных домиков (обычно достигающих 2,5—3 см), выводя, таким образом, свои постройки за пределы придонного слоя, где создаются неблагоприятные для них условия. Почти всегда в узких сосудах при отношении ила к воде 1 : 2 или 1 : 3 развивается интенсивная беловатая муть, довольно стойкая, поскольку в данных сосудах создаются весьма неблагоприятные условия для аэрации. Чем уже и выше аквариум, чем меньше его площадь, тем более неблагоприятные условия там создаются; на них личинки реагируют возведением более высоких трубочкообразных построек, что указывает на трудно переносимые условия. Когда мы в различных сериях брали крупные четырехугольные аквариумы площадью в 3,02—3,80 дм² и более мелкие площадью в 0,9—1,4 дм², то и в этом случае приходилось отмечать, что обычно наибольшая гибель имеет место в аквариумах с меньшей площадью, т. е. с меньшей поверхностью дна.

Следовательно, при выборе аквариумов для содержания личинок Ch. plumosus лучше подбирать четырехугольные или круглые аквариумы с большей площадью.

Выживание личинок Chironomus plumosus в аквариумах с различными соотношениями ила и воды

В наших опытах мы брали в аквариумах различные соотношения ила и воды для выяснения, какие из них являются наиболее благоприятными для выживания личинок Chironomus plumosus. С этой целью нами обычно подбирались аквариумы одинаковой площади и размера, и при одинаковой плотности личинок в них помещалось различное количество ила и воды, а затем учитывалась сравнительная гибель личинок в различных аквариумах. Меньшая гибель наблюдалась в аквариумах, где отношение ила к воде равно 1 : 2, 1 : 3, 1 : 4 (5 см ила и 9 см воды, или 2 см ила и 9 см воды), чем там, где отношения ила к воде равны 2,2 : 1 или 1,1 : 1. Затем, судя по имеющимся в нашем распоряжении химическим анализам, мы заключаем, что, чем выше слой ила при одной и той же высоте столба воды, тем интенсивнее в придонном слое идет накопление различных веществ, в частности, NH_3 (при отношении ила к воде 2,2 : 1 в серии первой, «в», количество NH_3 в придонном слое достигало 3,95 мг/л) и тем значительнее гибель личинок. Что касается проведенной серии с одинаковыми количествами ила и различными воды в аквариумах (серия первая, «а»), то результаты этой серии приблизительно получились одинаковыми с предыдущей серией, т. е. чем меньше был столб воды по сравнению с высотой столба ила, тем большая наблюдалась гибель личинок. Как в том, так и в другом случае при бо́льших количествах ила, чем воды, трубочкообразные домики были выше и их было больше. Следовательно, в наших опытах наиболее благоприятными для личинок Ch. plumosus отношениями ила к воде в аквариумах оказались 1 : 2, 1 : 3, 1 : 4; относительно меньшее количество воды действует неблагоприятно, вообще количество ила не должно быть ниже 4-5 см, в противном же случае очень быстро истощаются питательные ресурсы личинок и наступает их голодание.

Выживание личинок Chironomus plumosus в аквариумах с различной плотностью населения

Для выяснения влияния плотности населения личинок в аквариумах на их гибель нами были поставлены две специальных серии. Обычно исходной минимальной плотностью личинок в аквариумах мы брали 5 экземпляров, максимальной — 40 экземпляров на 1 дм². При по-

становке опытов все условия, кроме плотности личинок, были одинаковыми. Опыты продолжались 14 или 30 суток; в одной из серий (XI) были взяты плотности личинок 10, 20 и 40 экземпляров на 1 дм², а в другой (XX) брались плотности 5, 7, 10, 20 и 40 экземпляров на 1 дм². Попутно с наблюдениями за домиками и отмиранием личинок велись наблюдения над появлением мути, и каждую шестидневку производились химические анализы для выяснения изменений режима придон-

Таблица 2. Выживание личинок Ch. plumosus в аквариумах с различной плотностью населения (серия начата 1.XII.1934 г., окончена 5.I.1935 г.)

Колич. личинок на аквариум	Площадь аквариума в дм²	Данные наблюдений																
		1-й анализ 3.XII.1934 г.			2-й анализ 5.XII.1934 г.				3-й анализ 12.XII.1934 г.				4-й анализ 19.XII.1934 г.				Отмирание личинок в %
		O_2	CO_2	NH_3	O_2	CO_2	NH_3	Fe общее	O_2	CO_2	NH_3	Fe общее	O_2	CO_2	NH_3	Fe общее	
14	1,4	4,81	0,86	2,74	3,78	1,51	3,40	0,60	5,01	0,99	4,12	0,87	4,15	1,39	2,20	0,85	22,5
28	1,4	2,17	1,06	3,44	1,38	1,91	4,00	5,00	3,57	1,14	5,02	1,50	3,24	1,08	3,70	0,73	32,5
56	1,4	1,80	1,10	3,40	0,99	1,91	3,80	7,00	1,66	1,14	4,80	1,70	1,55	1,08	3,66	0,80	30,5
(контроль)	1,4	6,15	0,86	1,70	6,91	0,67	1,80	0,00	6,42	0,99	1,20	0,35	6,49	0,84	0,00	0,15	—

Примечание. Цифры представляют среднее из результатов химических анализов, полученных по двум аквариумам.

ного слоя воды в зависимости от различных плотностей личинок. Табл. 2 дает нам представление о химизме и сравнительной гибели личинок в аквариумах с различными плотностями их населения. Наибольшая плотность личинок в аквариумах влечет и большее отмирание в них личинок,— поднятие кривой начинается при плотностях в 10—20 личинок на 1 дм². Что касается результатов анализов кислорода, аммиака, железа и свободной углекислоты (табл. 2), то мы видим, что при больших плотностях личинок в 20—40 экземпляров на 1 дм² значительно убывает количество O_2 придонного слоя воды, доходя до 0,99 мг/л, тогда как при плотности 10 экземпляров на 1 дм² мы имеем 3,78 мг/л. В аквариумах с плотностью личинок 20—40 на 1 дм² появляется значительная придонная муть, держащаяся в течение 7-8 суток. В аквариумах с меньшей плотностью все эти процессы идут значительно слабее, мути не появляется.

Личинки Chironomus plumosus под влиянием создающихся неблагоприятных условий выводят свои трубочкообразные домики за пределы мути. Высота отдельных трубочек достигает 20 мм. Зависимость между плотностью населения личинок и высотой и количеством домиков дана на рис. 1, на основании которого мы можем заключить, что высота и количество домиков личинок прямо пропорциональны плотности личинок в аквариуме. Через 7-8 суток после появления придонной мути в аквариумах она начинает рассеиваться и исчезает. Как раз приблизительно в это время (анализ 12.XII.1934 г., табл. 2) начинает увеличиваться количество O_2 в придонном слое, значительно снижается количество железа, домики перестают нарастать. Конечно, трудно сказать, какой из факторов окружающей среды оказывает на личинок наиболее ядовитое действие, повидимому, вся их совокупность в определенной комбинации влечет значительную гибель личинок при больших плотностях.

Из сравнения результатов XI и XX серий мы заключаем, что меньшая (при плотности в 40 экз. на 1 дм²) гибель личинок (в 13%) наблюдается при более кратковременных (14 суток) опытах в крупных аквариумах (площадью 3,2—3,8 дм²), чем при длительных опытах (37 суток) в аквариумах площадью в 1,4 дм² (30,5% отхода при той же плотности). Температура в первой серии была 11-12°, во второй 13-14°. Наибольшее отмирание личинок при данной плотности в 40 экз. на 1 дм² мы наблюдали на банках с притертыми пробками при 20—23°,

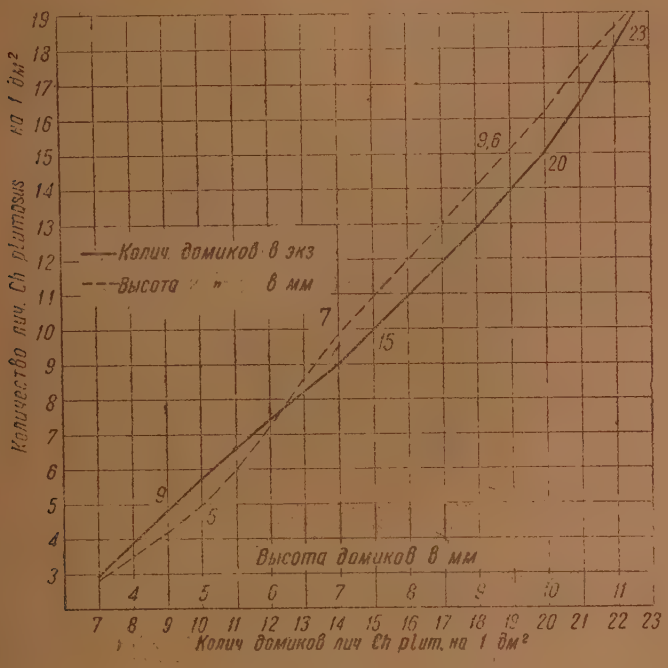

Рис. 1

гибель достигала 35—52% за 5-6 суток; такого отхода в открытых аквариумах мы не наблюдали. Следовательно, при необходимости проводить опыты с большими (20—40 экз. и больше на 1 дм²) плотностями личинок, по возможности, необходимо ограничивать их продолжительность 12—14 сутками, иначе значительная гибель личинок будет неизбежна. Более благоприятными для выживания личинок в аквариумах являются небольшие плотности в 10—20 экз. на 1 дм² для более кратковременных опытов и 5—10 личинок при более длительных опытах. При больших плотностях лучше брать большие аквариумы.

Выживание личинок Chironomus plumosus при различных плотностях их населения в аквариумах с водой без ила

В настоящей главе нам хотелось бы вкратце остановиться на вопросе, в какой мере на изменение химизма воды в придонном слое аквариумов влияют жизненные процессы самих личинок и в какой мере эти изменения зависят от присутствия ила. С этой целью нами были поставлены опыты по содержанию личинок при различных плотностях

в аквариумах с водой без ила (серия VII). Серия проводилась при плотностях в 20 и 40 личинок на 1 дм² в продолжение 15 суток; как всегда, наравне с аквариумами с личинками имелся и контрольный аквариум, куда личинки не сажались. Табл. 3 включает результаты химических анализов и данных по отмиранию личинок к аквариумах без ила. Из этой таблицы мы видим, что гибель личинок в аквариумах без ила, как этого и можно было ожидать, значительно превышает таковую в аквариумах с илом (отход достигал 85—86% при плотности 40 экз. на 1 дм² за 15 суток. Погибавшие личинки сейчас же вынимались из аквариумов). Общий химический режим воды придонного слоя также несколько отличается от такового в аквариумах с илом. Во всех анализах (табл. 3) мы не обнаруживаем столь резкого падения O_2; железо

Таблица 3. Выживание личинок Ch. plumosus при различной плотности их населения в аквариумах с водой без ила

(Поставлено 5.XII.1934 г., окончено 19.XII.1934 г.)

1-й анализ 7.XII.1934 г.				2-й анализ 12.XII.1934 г.				3-й анализ 19.XII.1934 г.				Отмирание личинок в %
O_2	CO_2	NH_3	Fe общее	O_2	CO_2	NH_3	Fe общее	O_2	CO_2	NH_3	Fe общее	
11,55	0,71	0,00	0,00	7,25	1,30	0,84	0,00	7,55	0,92	1,30	0,20	86
11,20	0,71	0,00	0,00	7,28	1,30	0,90	0,00	5,70	0,92	2,60	0,20	85
13,20	0,64	0,00	0,00	10,28	0,86	0,00	0,00	9,67	0,86	0,00	0,20	—

почти отсутствует, аммиак имеется в гораздо меньшем количестве ((2,60 мг/л в анализе от 19.XII.1934 г.) и появляется гораздо позднее и то, по всей вероятности, в результате начинающегося разложения умирающих личинок, а не в результате процессов обмена живых личинок (ср. данные с табл. 2, анализ аммиака от 12.XII.1934 г.). Повидимому, резкие изменения химического режима воды придонного слоя являются скорее результатом механической деятельности личинок в иле, чем результатом их жизненных процессов обмена веществ, выделения слюнных желез). Следовательно, на основании результатов означенной серии мы можем заключить, что гибель личинок в аквариумах с водой без ила значительно превышает таковую в аквариумах с водой и с илом, являющимся нормальной средой и обитания, и питания личинок, несмотря на то, что в придонном слое аквариумов с водой и илом интенсивнее развиваются процессы накопления различных веществ, подчас являющихся причиной гибели личинок в аквариумах с илом.

Зависимость гибели личинок Chironomus plumosus от продолжительности опыта

В тесной связи с вопросами, затронутыми в предыдущих главах, стоит вопрос об отмирании личинок в зависимости от продолжительности опытов и от того, в какие периоды опыта наблюдается наибольшая гибель личинок. С этой целью нами была поставлена серия (X) с 6-ю аквариумами площадью 3,02 дм² и 8-ю аквариумами площадью 1,4 дм²; плотность личинок была 10 экз. на 1 дм², продолжительность серии 4 шестидневки, причем в каждую шестидневку освобождалось по 2 аквариума одной и той же площади и выводился сравнительный процент гибели личинок.

Следующая серия, XIV, продолжалась 3 шестидневки, плотность личинок была 20 экземпляров на 1 дм².

Рис. 2 дает представление о результатах X и XIV серий.

При анализе этих данных мы можем заключить, что результаты получились недостаточно четкие для вполне определенных выводов. А именно, обычно гибель личинок была наибольшей во вторую шестидневку и снижалась в последующие. В серии же XIV при плотности 20 личинок на 1 дм² мы подмечаем постепенное увеличение отхода личинок по шестидневкам, причем бо́льшая гибель приходится на вторую шестидневку.

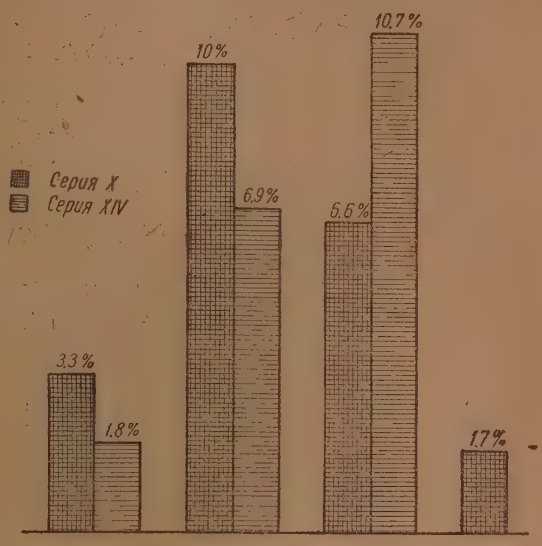

Рис. 2

Судя по этим, сравнительно нечетким, данным, мы все же можем заключить, что, повидимому, наибольшая гибель личинок Ch. plumosus наблюдается в первые 2 шестидневки, чем в последующие, и, если в продолжение первой и второй шестидневок личинки не погибают, то уже в последующие шестидневки, в третью, в начале четвертой, их значительная гибель уже не имеет места.

Мы уже упоминали, что суток через 2—3 по постановке опытов в придонном слое накапливаются различные вещества, придающие воде мутный вид. Повидимому, как раз в это время и имеет место наибольшая гибель личинок. По прошествии же 10—12 дней, когда исчезнет муть и накопленные в придонном слое вещества разойдутся по всему аквариуму, продиффундировав в вышележащие, более богатые O_2, верхние слои, наступают и более благоприятные условия в аквариумах, а в связи с этим и гибель в них личинок снижается.

Выживание личинок Chironomus plumosus в аквариумах при различной температуре

Суммируя наши наблюдения по влиянию температуры на выживание личинок Ch. plumosus в аквариумах, нам еще раз приходится убеждаться в огромном значении этого фактора, в первую очередь регулирующего жизненные процессы личинок Chironomidae вообще. В литературе имеются данные о выведении личинок Chironomidae из кладок и их содержании в аквариумах при различной температуре. Bause при содержании личинок Chironomus gregarius в аквариумах поддерживал в них температуру 16°. Zavrel производил различные эксперименты над личинками Tanytarsariae при температуре, равной 15—20°, в некоторых случаях температура достигала 25°. Potonié в своих опытах по содержанию личинок Ch. plumosus в аквариумах при наблюдении за темпом их роста обычно имел температуру 15°; при опытах же по выведению личинок этой формы из кладок при различных условиях средняя летняя температура в его аквариумах была 18°, средняя зимняя 10°. Sadler считает наиболее благоприятной для культивирования и разведения личинок Chironomus tentans температуру 18°, причем иногда в его опытах температура достигала

20—28°; при 10°, по мнению автора, уже начинается закукливание личинок, при 8° оно прекращается. Нами (4) также найдено, что в экспериментальных условиях закукливание личинок начинается при 10—12° и прекращается совершенно при 6,5—7°. Первые вылеты весной в Белом озере в Косине наблюдались, когда температура придонного слоя на глубине 4 м достигала 10—12°. Золотницкий (33) упоминает о температуре 10°, при которой личинки Ch. plumosus в сырой трянке с опилками или между листьями спитого чая всего лучше сохраняются.

В наших опытах с аквариумами мы имели различную температуру, в зависимости от того, в какое время производились нами опыты; температура воды аквариумов обычно была комнатной. В начале наших опытов в сентябре 1934 г. температура колебалась от 14 до 16°; поздней осенью и зимой мы обычно имели в аквариумах 10—12° и лишь в марте 1935 г. температура в аквариумах начала повышаться, доходя до 14 — 14,5°. Летом 1935 г., начиная с мая, при постановке наших опытов, большей частью в банках с притертыми пробками, мы имели температуру 16—24°. Более однообразный эффект мы имели зимой 1934/35 г., когда температура в аквариумах редко снижалась ниже 9° и повышалась выше 12°. В это время мы почти никогда, за исключением опытов с большими плотностями, не наблюдали значительного отмирания личинок в аквариумах.

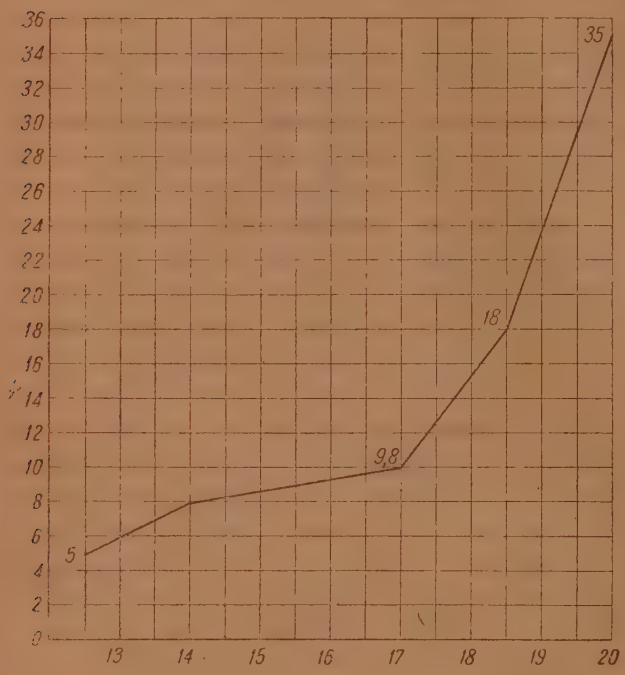

Рис. 3

Начиная с марта 1935 г., когда температура в аквариумах начала повышаться до 14—15°, мы наблюдали, с одной стороны, интенсивное закукливание личинок Ch. plumosus, а с другой стороны, личинки, становясь более зрелыми, делались гораздо чувствительнее к изменениям внешней среды (серии XV, XVI, XVII) и давали гораздо больший отход. Так, в феврале 1935 г. при температуре 12—13° в серии XIV, продолжавшейся 14 суток, мы имели в среднем по 4 аквариумам 14% погибших личинок; а при тех же условиях в марте, при 14—15° в серии XV в среднем отход личинок за тот же срок достигал уже 19%. Летние серии проводились нами обычно в банках с притертыми пробками при различной температуре, колеблющейся от 16 до 23°. Сравнительные данные по отмиранию личинок в опытах, поставленных при различной температуре, сведены нами на рис. 3, причем во всех сериях все условия, за исключением температуры, были одинаковыми. Судя по кривой, мы можем заключить, что переходной темпера-

турой, выше которой наблюдается интенсивная гибель личинок Ch. plumosus в аквариумах, в особенности же в банках с притертыми пробками, может считаться температура 16—17°. При высокой температуре в придонном слое аквариумов наблюдалось резкое снижение O_2; количество аммиака и железа значительно увеличивалось (табл. 4).

Таблица 4. Выживание личинок Chironomus plumosus в банках с притертыми пробками при различной температуре. Серия V — поставлена 31.V.1935 г., окончена 9.VI.1935 г., длительность 9 суток, температура опыта 16—18°. Серия VI — поставлена 31.VI.1935 г., окончена 21.VII.1935 г., длительность 8 суток, температура опыта 22—24°

№ серии	Ил: слой в аквариуме в см	Вода: высота столба в см	Посадка личинок: колич. на 1 дм²	Посадка личинок: общее кол. в банке	Данные наблюдений: химический анализ 9.VI.1935 г.: колич. сут. до анализа	высота над илом в см	O_2	NH_3	Fe общее	органн. вещество	химический анализ 21.VII.1935 г.: кол. суток до анализа	высота ила в см	O_2	NH_3	Fe общее	органн. вещество	отмирание личинок: общее кол.	на 1 дм²
V	5	20	20	21	9	0,5	2,08	0,35	1,58	28,14	—	—	—	—	—	—	4	3—4
	5	20	20	20	9	0,5	1,85	0,40	2,88	27,35	—	—	—	—	—	—	3	2—3
	5	20	(контр.)	—	9	0,5	2,83	Следы	0,29	26,57	—	—	—	—	—	—	—	—
VI	5	20	20	21	—	—	—	—	—	—	8	0,5	0,00	2,00	11,95	30,65	11	10—11
	5	20	20	21	—	—	—	—	—	—	—	0,5	0,00	1,70	8,35	34,68	12	11—12
	5	20	(контр.)	—	—	—	—	—	—	—	—	0,5	0,02	0,25	2,81	32,26	—	—

Особенно ярко выявилось влияние температуры на выживание личинок в аквариумах в сериях IX и XI, поставленных на 5 суток при плотности личинок 20 экземпляров на 1 дм² в больших 6-литровых банках в июле 1935 г. Все условия были одинаковыми; серия IX ставилась в лаборатории при температуре 19—20°, серия XI специально проводилась в подвале при температуре 12°. В обеих сериях наблюдалось появление мути в придонном слое, значительное снижение O_2 (до 0,36 мг) и увеличение аммиака (до 1,40) и железа (8,80 мг/л). Правда, последние процессы в аквариумах в подвале при температуре 12° шли несколько слабее, но все же количество аммиака достигало 1,20 мг/л, железа — 5 мг/л. В результате за 5 суток в банке, находившейся в лаборатории при 19—20°, гибель личинок достигала 35%, а в подвале при температуре 12° она не превышала 2,5—3%.

В результате проведенных опытов мы заключаем, что температура 10—12°, будучи близкой к средней летней температуре, наблюдаемой в придонном слое 4—5 м глубины Белого озера, является наиболее благоприятной для выживания личинок Chironomus plumosus в аквариумах.

Некоторые данные по разложению личинок Chironomus plumosus в иле аквариумов

Закончив главу о влиянии температуры на выживание личинок Ch. plumosus в аквариумах, коснемся вкратце вопроса о разложении трупов личинок (погибающих во время опыта) в иле аквариумов под влиянием воздействия бактериальной флоры. Нами уже упоминалось,

что некоторые личинки перед смертью выходят на поверхность ила, другие же погибают в иле. В тех случаях, когда опыты продолжительны, некоторая часть личинок успевает разложиться и ускользает от учета в конце опыта. Ввиду того, что в ряде экспериментальных гидробиологических работ (по интенсивности выедания личинок Ch. plumosus рыбами в условиях аквариумов) необходимо учитывать наравне с личинками, съеденными рыбами, и трупы личинок, погибших во время опыта, встает вопрос о том, насколько интенсивно и в какое время при различной температуре идет процесс разложения трупов личинок Ch. plumosus в иле. Для получения означенных данных мы не ставили специальных серий, а лишь подытожили некоторый, имеющийся в нашем распоряжении материал. Мы заключаем, что при температуре 12—14°, при продолжительности опыта в 6 суток, мы можем обнаружить трупы личинок, погибших во время опыта, но уже в конце второй шестидневки они сильно разлагаются и не всегда возможно их обнаружить, поскольку темная голова личинки мало заметна, а тонкая хитиновая шкурка очень быстро разлагается, распадаясь на части. Что касается температуры выше 14°, то уже через 9 суток при 17° мы не обнаружили двух трупов погибших во время опыта личинок; при более высокой температуре 20° уже за 5 суток из 14 погибших во время опыта личинок разложилось под воздействием бактериальной флоры 3 и, наконец, при температуре 23° за время стояния аквариума 8 суток мы в одном случае не обнаружили 35%, а в другом 50% погибших во время опыта личинок. Конечно, приведенные выше данные носят сугубо ориентировочный характер, однако дают нам некоторое право заключить, что при комнатной летней температуре в 18—20° уже за 5 суток то или иное количество умерших во время опыта личинок разлагается под влиянием бактериальной флоры и, следовательно, ускользает от учета.

Выживание личинок Chironomus plumosus в аквариумах с илом, взятым из различных слоев донных отложений

Обычно при наших опытах мы содержали личинок в аквариумах с поверхностным илом. В ряде серий (XIV, XV и XVIII) мы имели возможность получить некоторый материал по выживанию личинок Chironomus plumosus в различных слоях ила. Рис. 4, составленный на основании данных XVIII серии, дает нам представление об отходе личинок, содержащихся в иле, взятом из поверхностного (1—3 см сверху дночерпателя), срединного (из 16—18 см дночерпателя) и нижнего (из самого низа высокого дночерпателя из слоя в 32—34 см) слоев дночерпателя. На основании этого графика мы отмечаем значительное различие в отмирании личинок, содержащихся, с одной стороны, в поверхностном и срединном, с другой—в нижнем слоях дночерпателя. Гибель личинок, содержащихся в аквариумах с «нижним» илом, более чем вдвое превышает таковую в аквариумах, заполненных по-

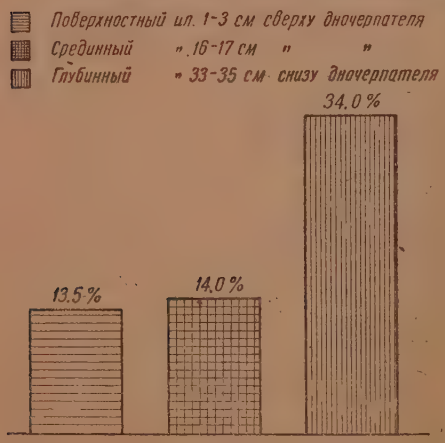

Рис. 4

верхностным и срединным илом. Химические анализы дают нам значительно большее количество аммиака (2,40 мг/л в придонном слое аквариума с нижним илом), чем в 2 предыдущих (1,30 и 0,65 мг/л). Количество кислорода значительно меньше в аквариумах с поверхностным и срединным илом (0,53 и 0,94 мг/л), чем в аквариуме с нижним илом (1,48 мг/л). Железо в значительном количестве держится в придонном слое аквариумов с поверхностным (4,60 мг/л) илом и почти совсем отсутствует в аквариуме с нижним илом (0,43 мг/л). Но, судя по меньшему отмиранию личинок Ch. plumosus в поверхностных слоях ила, чем в глубинных (на глубине 32—34 см), мы можем заключить, что поверхностные слои являются, повидимому, более естественной средой обитания личинок этой формы, чем глубинные. Судя по данным о вертикальном распределении личинок Chironomus plumosus в иле водоемов (Lenz), а также на основании материалов отдельных авторов (Alsterberg и Potonié), личинки Ch. plumosus главным образом питаются в слое поверхностного ила. Следовательно, при содержании личинок Ch. plumosus в аквариумах для их заполнения лучше брать поверхностные (из дночерпателя) слои ила, чем нижележащие, поскольку в последних наблюдается большая гибель личинок.

Заключение

Настоящая работа ни в коем случае не может претендовать на сколько-нибудь полные данные относительно методики содержания личинок Chironomus в аквариумах. В работе мы коснулись кратко воздействия лишь немногих факторов на выживаемость личинок Chironomus plumosus. Говоря об условиях содержания личинок Chironomidae вообще, в частности личинок Chironomus plumosus в аквариумах, мы никогда не должны забывать, что имеем дело с организмами, очень тонко реагирующими на воздействие внешней среды. Когда мы оперируем с личинками Ch. plumosus как с материалом, используемым для экспериментов, необходимо постоянно иметь в виду, что осенний, зимний и весенний материал может являть различные качества: первые резистентнее к условиям внешней среды, вторые, наоборот, более чувствительны к ее воздействию. Затем, оперируя с озерной водой и илом как со средами для обитания личинок, мы опять-таки не должны упускать из вида того, что свойства и этих компонентов, особенно ила, в различное время года различны.

Другим вопросом, на котором нам хотелось бы еще остановиться, является вопрос, насколько полученные нами данные о деятельности личинок Ch. plumosus в иле аквариумов отражают естественные взаимоотношения в природе. Конкретно, наблюдаются ли на дне водоемов при некоторых условиях среды высокие трубочкообразные постройки личинок; имеет ли иногда место интенсивное отмирание личинок при неблагоприятных условиях, создающихся в придонном слое водоема отчасти под влиянием их жизнедеятельности. Нам кажется, что некоторые процессы, безусловно, должны иметь место и в водоемах. В мелководных водоемах нам очень часто приходилось наблюдать на дне вулканообразные постройки личинок.

В глубинных зонах Белого озера (7—10 м), где большую часть летнего периода отсутствует кислород, образуются трубочкообразные домики в зависимости от условий; их длина, вероятно, может варьировать. Отмирание личинок, конечно, имеет место на дне водоемов, иногда в значительном количестве. Полученные данные по методике содержания личинок Chironomus plumosus в искусственных условиях дали возможность несколько глубже изучить биологию этих организмов, безусловно, оказывающих большое влияние на изменение среды грунта и придонного слоя.

ЛИТЕРАТУРА

1. Александров В., Биол. журн., III, № 3, 1934.—2. Alsterberg G., Arch. f. Hydrob., Bd. XV, H. 3, 1924.—3. Bause E., Arch. f. Hydrob., Suppl., II, 1914.—4. Грандилевская-Дексбах М., Тр. Лимнол. станции в Косине, 19. 1935.—5. Gripekoven H., Arch. f. Hydrob., Suppl., II, 1914.—6. Harnisch O., Verh. dt. zool. Gesellsch., 30, 1925.—7. Harnisch O., Zschr. vergl. Physiol., Bd, II, H. 2. 1930.—8. Harnisch O., Verh. dt. zool. Gesellsch., 1933.—9. Lang K., Lunds Univ. Arsskrift N. F., Avd. 2, Bd. 27. № 18, 1931.—10. Lauterborn R., Zool. Anz., Bd. 29, 1905.—11. Leathers A., Bull. of the Bureau of Fischeries. № 38, 1922.—12. Lenz F., Zool. Anz., Bd. 60, 1924.—13. Lenz F., Verh. d. Int, Verein. Limnologie, 1923—14. Липина П., Личинки и куколки хирономид, 1. 29.—15. Mori Kazuo, Sc. Report Tohoku Imp. Univ., 1935.—16. Pause J., Zool. Jahrb. 36, Abt. f. allg. Zool. u. Phys, 1918.—17. Potonié H., Zeitschr. f. Fischerei, 29, 1931.—18. Potonié H., Zeitschr. f. Fischerei, 34, 1936.—19. Rhode, Deutsche Ent. Zeitschr. 1912.—20. Sadler W. O., Cornell Univ. Agricult. Exper, Station, Memoir 173, 1935.—21. Скадовский С., Журн. экспер. биологии, серия Б, 1925.—22. Scheer D., Arch. f. Hydrob., Bd. 27, H. 3—4. 1934.—23. Соловьев М., Изв. Сапропелового комитета, в. 3, 1926.—24. Соловьев М., Природа, № 12, 1928.—25. Соловьев., М., Проблема сапропеля в СССР, Ленинград, 1932.—26. Thienemann A., Zeitschr. f. d. Ausbau der Entwicklungslehre, 3, H. 5, 1909.—27. Thienemann A., Handb. d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. IX, т. 2 1925.—28. Thienemann A., Der Sauerstoff im eutrophen und oligotrophen Soe Die Binnengewässer., Bd. IV, 1928.—29. Abderhalden, Fortschritte d. naturwissensch. Forschung, Bd. IX, 1913.—30. Zavrel J., Zool. Anz., Bd. 62, H. 11—12. 1925.—31. Zavrel J., Public. d. l. Fac. des Sc. de l'Univ. Masaryk. № 65, 1926. 32. Zavrel J., W. Roux Archiv f. Entwicklungsmechan., Bd. 121, H. 4, 1930.—33. Золотницкий Н., Аквариум любителя, ч. II, 1916.

SOME DATA ON THE SURVIVAL OF THE LARVAE OF CHIRONOMUS, GR. PLUMOSUS, UNDER ARTIFICIAL CONDITIONS

(A contribution to the methods of their keeping in aquaria)

By M. L. Grandilevskaya-Decksbach

Summary

The present work was conducted at the Limnological Station of Kossino from September, 1934, to October, 1935.

The author conducted experiments of varying duration (5—35 days) in aquaria with mud and water (under diverse conditions) on the survival of mature larvae of Ch. plumosus (18—22 mm. in size, 25—40 mg. in weight), caught in White Lake of Kossino. Analyses of water were made for oxygen, free carbon dioxide, ammonia and iron. Water samples were usually taken from the bottom layer, the middle and the surface of aquaria.

The author gives special attention to the description of vertical tube-shaped dwelling cases of the larvae, which serve to bring into communication the medium of their habitat with the strata of water lying above the mud, as well as to the mechanism of the construction of such cases. The height of the latter usually reaching 25—30 mm., corresponds to the thickness of the turbid bottom layer which appears in a few days due the life activity of the larvae (Tables 1, 2 and 4). It that on the one hand, the tube-spared cases of the Ch. plumosus larvae, rising above the mud, are of a ventilating significance, while on the other they serve as excellent indicators of the conditions which are formed in the bottom layer of aquaria. The olwest death-rate among the larvae of Ch. plumosus is observed in aquaria on the following occasions:

1. For keeping the larvae of Chironomus plumosus it is found preferable to use aquaria with an area of 2—4 sq. dm. than small narrow ones or than cylinders of 0.5—0.1 sq. dm. in section. The highest mortality among larvae of this form, observed in large aqua-

ria (area 3.0—3.8 sq. dm.) at a density of 10 specimens per 1 sq. dm. was on the average 20 per cent during 14 days; under the same conditions the death-rate of larvae in narrow cylinders (area 0.4 sq. dm., height 55 cm.) averaged 40—50 per cent (at t° 13—14°). (See Table 1).

2. The rations of the mud layer to the water (in aquaria such as 1:2 (4 cm. of mud and 8 cm. of water), 1:3 and 1:4 are more favourable than the rations 1:1 (mud and water in equal parts) or 1:2. At the same time the thickness of the mud layer should not be lower than 4—5 cm.). In an aquarium of 3.8 sq. dm. in area with 4 cm. of mud and 2 cm. of water, kept for 30 days at a density of the larvae population as high as 5 specimens per 1 sq. dm., the mortality reached 26.5 per cent, while under the same conditions in an aquarium with 5 cm. of mud and 15 cm. of water the death-rate of the larvae dropped to 13—15 per cent (t° 13—14°). (See Graph II).

3. The degree of the dying out is directly proportional to the density of population. In experiments of short duration (6—12, 14 days) a lower mortality occured in aquaria at a density of 5—20 specimens to 1 sq. dm. of their area. In more prolonged series at a density of 20 specimens of larvae per 1 sq. dm. a considerable dying out (25.30 per cent) takes place. The aeration improves the conditions for survival. The highest degree of mortality in open aquaria at a density of 10 specimens to 1 sq. dm. averaged 14—15 per cent during 14 days, reaching 22 per cent in 30 days and more; at a density of 20 larvae per 1 sq. dm. it rose to 20 per cent in 14 days, being as high as 30 per cent in 30 days; at a density of 40 specimense and more to 1 sq. dm. the death-rate of larvae attained 25—27 per cent in 14 days, rising to 35 per cent in one month (t° 12—14°). (See Table 2).

4. In aquaria with water and no mud a much greater mortality of larvae was observed as compared with those containing both water and mud. The highest death-rate without mud and at a density of 20 specimens of larvae to 1 sq. dm. reached 85 per cent during 15 days, while their dying off under the same conditions with mud and water did not usually exceed 20—25 per cent. (See Table 3).

5. In series of 12—24 day duration the larvae mortality occurs within the first half of the term as compared with the second. Yet, when aquaria were kept for the 30 days and more, the number of dead larvae increased more considerably than in series of shorter duration.

6. The most favourable temperature is 8—12°, while above it, even at 14° there takes place an intense pupation of larvae, the latter becoming more sensitive to their environment. At a high temperature above 16° the larvae die in a considerable number (particularly in jars with ground stoppers), their death-rate reaching 30—40 per cent and more at 20—30°. (See Table 4).

7. The most intensive decomposition in the mud of those larvae, which perished in the course of the experiment, occured in aquaria at t° above 14°, at an indoor summer temperature of 18—20° it was impossible to detect in the mud a considerable per cent of bodies of dead larvae even in 5 days (as much as 30 per cent of decomposed larvae.

8. The superficial mud taken from the top of a bottom-sampler is more favourable for the survival of Ch. plumosus larvae, than that from its middle or bottom. In the superficial mud the death-rate reaches 14—15 per cent, while in the mud taken from the lower part of the bottom-sampler it is as high as 25—32 per cent.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVIII 1939 г. ВЫП. 1

ТЕРМОСТАБИЛЬНОЕ ДЫХАНИЕ КАК УСЛОВИЕ ХОЛОДОСТОЙКОСТИ НАСЕКОМЫХ

И. В. Кожанчиков
Зоологический институт Академии Наук СССР

1. Постановка вопроса и методика

Стойкость насекомых к низким температурам различна у разных видов, причем в пределах вида всегда связана с особенностями физиологического состояния особей. Общеизвестно, что в период интенсивного роста насекомые не способны длительно переносить даже слабое охлаждение (—2°, —3° С) и не могут выдерживать даже коротких значительных понижений температуры (—20°, —30° С); при переходе в другую стадию развития они становятся холодостойкими.

Бахметьев (1901) впервые связал холодостойкость насекомых с условиями переохлаждения тела и дельтой его соков, показав также известную связь холодостойкости с общим количеством воды в теле насекомого. Эти данные позже были подтверждены многими авторами. Payne (1927, 1929, 1930) показала, что холодостойкость насекомых повышалась параллельно с потерей воды, пища при росте в опытах этого автора также меняла холодостойкость. Это же было подтверждено Лозина-Лозинским (1935—1938), причем он показал также возможность некоторого повышения холодостойкости гусениц лугового мотылька в период роста кормлением их с примесью солей; повышение холодостойкости исчезало после прекращения питания гусениц.

Robinson (1927, 1928) поставил холодостойкость насекомых в связь с особенностями состояния коллоидов протоплазмы и в частности с величиной, связанной коллоидами воды; возрастание процента связанной воды повышало холодостойкость, тогда как свободная вода легко кристаллизовалась и вся замерзала при —21° С. Это положение также было использовано многими авторами, причем Сахаров (1930) обнаружил, что повышение количества жира у гусениц златогузки идет параллельно с возрастанием количества связанной воды и возрастанием холодостойкости.

Работами Калабухова (1934, 1935) показано, что у пчел стойкость к низким температурам стоит в связи с питанием сахарами, которые сгорают в их теле не только при положительных температурах, но и при температурах ниже нуля. Он (1935) непосредственно измерил дыхание личинок мучного хрущака при отрицательных температурах (до —10°) при условии переохлаждения, показав значительную интенсивность обмена. Мною (1935) найдено, что диапаузирующие гусеницы

[1] Примечание от редакции. Катастрофическое падение дыхания при наркозе хлороформом, которое автор в отношении к диапаузирующим стадиям объясняет подавлением наркочувствительной фракции дыхания, возможно, зависит от поглощения паров хлороформа объектом. Необходимо было бы поставить дополнительные опыты, применив пары синильной кислоты (HCN), которая и была первоначально применена для этой цели американским исследователем И. Бодиным.

лугового и кукурузного мотыльков при отрицательных температурах (до — 12°) поглощают измеримые количества кислорода, причем обмен их качественно отличен при положительной температуре, при нуле и отрицательных температурах.

Исследованиями Spooner (1927) доказано, что диапаузирующие и зимующие пронимфы плодожорки характеризуются малыми количествами каталазы, тогда как в период развития активность каталазы у них велика. Это же найдено для зимующих свекловичных долгоносиков Ивановым и Савченко (1936). Belehradek et Mladek (1934) нашли, что личинки мучного хрущака, выдержанные в сухом воздухе, дают большее снижение дыхания при понижении температуры от 20° к 10° и дают бо́льшие коэффициенты, чем особи, жившие при высокой влажности. Позже Bodine and Thompson (1935, 1936) показали, что обезвоживание яиц Melanoplus differentialis значительно снижает интенсивность дыхания, слабо затрагивая степень изменения его, т. е. коэффициенты в пределах 20 и 30° С. Серией работ Bodine (1934), Bodine and Boell (1934—1938), Robbi, Boell and Bodine (1938) показаны очень большие различия в типе дыхания яиц Melanoplus в период развития и диапаузы, когда дифференцировка и клеточные деления в тканях эмбриона отсутствуют (Slifer, 1932). Дыхание диапаузирующих яиц не тормозится наркотиками, CO, слабыми дозами HCN (цианом) и разрушением клеточных структур (ультрацентрофугированием), тогда как в период развития оно прекращается этими агентами. Мною (1935) показано, что диапаузирующие гусеницы кукурузного и лугового мотыльков, очень стойкие к низким температурам, характеризуются высокой стойкостью к асфиксии и наличием аноксибиотического дыхания за счет жиров; в период роста оба вида не стойки как к асфиксии, так и к низким температурам.

Задачей настоящего исследования является выяснение особенностей обмена насекомых, способных переносить влияние низких температур (в переохлажденном или замерзшем состоянии) и не холодостойких.

Для исследования служили разные виды: окончившие рост личинки Calliphora erythrocephala Meis., гусеницы Lasiocampa quercus L., диапаузирующие яйца Lymanthria dispar L., диапаузирующие куколки Acronycta rumicis L., A. leporina L., A. megacephala L., A. alni L., A. auricoma F., A. menyantidis View., Calocasia coryli L., Daseochaeta alpium Osbek., Spilosoma lubricipedum Esp., диапаузирующие пронимфы Croesus septentrionalis L. Привлечены также полученные ранее данные по Pyrausta nubilalis Hb., Lexostege sticticalis L., Agrotis regetum Schiff. Живой материал частью разводился в лаборатории (Calliphora, Lasiocampa, Acronycta, Spilosoma), частью был собран в природе и в лаборатории лишь доведен до окукления (Calocasia).

Охлаждение объектов производилось в приемниках микрореспирометра, которые помещались в переохлажденные растворы криогидратов (KCl, $Sr(NO_3)_2$, $MgSO_4$, NaCl) или в смесь поваренной соли со снегом в разных пропорциях. Применялись длительные охлаждения, в среднем 8—24 часа. Учитывалось состояние замерзания или переохлаждения особей и велись определения интенсивности дыхания и дыхательных коэффициентов как при температурах от 15 до 0° С, так и ниже нуля (до — 20°). Температура отсчитывалась по термометру, помещенному в криогидрат или смесь снега с солью рядом с приемником, где находился объект. Описание микрореспирометра, использованного для этих определений, дано мною ранее (1935, 1937).

Определение количества воды и жира в теле насекомого велось обычным образом. Наркотизация производилась хлороформом или в приемниках микрореспирометра, где достигалось предельное давление паров хлороформа в обоих сосудах или в специальном приемнике, откуда

через определенные промежутки времени извлекались наркотизированные особи и после быстрого обмывания раствором глицерина и спирта в воде и чистой водой помещались в приемники микрореспирометра для определения интенсивности дыхания.

2. Холодостойкость и особенности дыхания разных видов

Прежде чем переходить к изложению особенностей дыхания насекомых при отрицательных температурах, необходимо дать общую характеристику исследованных видов в отношении холодостойкости (табл. 1).

Таблица 1. Холодостойкость и физиологические особенности разных видов

Название вида	Холодостойкость[1] в °С, ниже 0°	На 1 г живого веса		% воды (от живого веса)	% жира (от сухого веса)
		поглощение O_2 при 15° (мм³)	активность каталазы[2] (см³ O_2)		
Развивающиеся					
Calliphora erythrocephala (оконч. рост личинки)	3—2	400—650	600	73	30,0
Loxostege stricticalis (гусеницы 4-й стадии)	2—3	700—900	—	85	29,7
Agrotis segetum (гусеницы 4—5-й стадии)	2—3	400—800	—	88	23,1
В спячке					
Lasiocampa quercus (гусеницы)	11—12	270—290	—	—	—
Agrotis segetum (пронимфы)	10—11	200—280	—	73	30,1
Диапаузирующие					
Lymanthria dispar (яйца)	Ниже—20	35—45	280	62	6,0
Croesus septentrionalis (пронимфы)		50—60	140	61	26,0
Acronycta rumicis (кукол.)		50—80	—	63	26,5
Acronycta auricoma (кукол.)		60—80	—	58	37,0
Acronycta menyantidis (кукол.)		50—70	—	66	28,5
Acronycta leporina (кукол.)		50—60	—	—	—
Acronycta alni (кукол.)		60—80	—	—	—
Daseochaeta alpium (кукол.)		25—30	—	58	12,5
Colocasia coryli (кукол.)		45—60	—	63	29,5
Spilosoma lubricipedum (куколки)		45—55	—	—	—

В табл. 1 все исследованные виды разбиты на три группы: интенсивно развивающиеся или растущие стадии, находящиеся в состоянии спячки, вызванной пониженной температурой, и диапаузирующие.

К первой относятся растущие и развивающиеся стадии; кроме трех приведенных в табл. 1 видов, могли бы быть даны очень многие примеры, аналогичные им. Эта группа характеризуется высокой интен-

[1] Указанные температуры обозначают пределы, при которых возможна жизнь организма в течение многих дней (для диапаузирующих особей — месяцев), за исключением первой группы, где эти условия допустимы лишь в течение часов (максимум суток).

[2] Величины для каталазы даны за весь период действия фермента при 25°С до полного его разрушения.

сивностью дыхания при 15° и высоким или значительным содержанием воды; холодостойкость их незначительна. Приведенные в таблице виды (и именно эти фазы) не могут быть остановлены в развитии на длительный срок понижения температуры; они или заканчивают развитие и при низкой температуре, или погибают через небольшой промежуток времени.

Вторая группа включает стадии, которые могут впадать в спячку под воздействием пониженной (не только отрицательной, но и близкой к нулю положительной) температуры. Торможение развития ограничивается, однако, периодом воздействия неблагоприятных условий. У озимой совки спячка может наступить лишь у окончивших питание особей (пронимф), но не в других стадиях, тогда как у Lasiocampa quercus такое состояние возможно в стадии гусеницы. Гусеницы этого вида характеризуются медленным ростом и многочисленными линками. В Карелии в природе гусеницы этого вида зимуют дважды; в лаборатории я подвергал их многократно остановке развития в течение недель перенесением в температуру 0°—2°С. Холодостойкость насекомых, находящихся в спячке, заметно выше; они характеризуются значительно сниженной интенсивностью дыхания и меньшим процентом воды по сравнению с первой группой. Из числа менее исследованных видов, у которых спячка наблюдается в стадии личинки, могут быть названы некоторые Arctiidae, например, Spilosoma fuliginosa, Arctia caja, некоторые Lasiocampidae, например, сосновый шелкопряд (Dendrolymus pini L.).

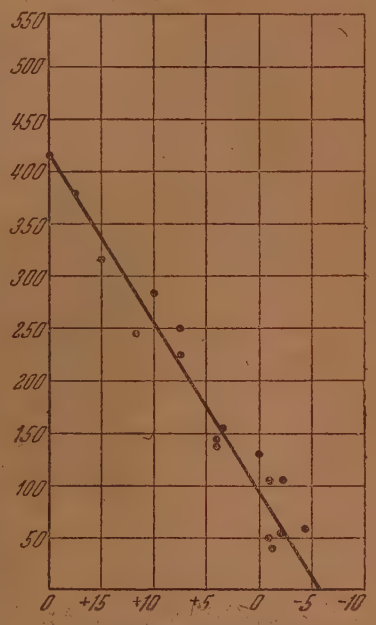

Рис. 1. Влияние температуры на дыхание окончивших питание личинок Calliphora erythrocephala Meis. Ордината — количество кислорода в мм³ на 1 г живого веса за 1 час, абсцисса — температура

Третья группа включает насекомых в состоянии диапаузы. В этом состоянии наблюдается максимальная холодостойкость, причем интенсивность дыхания и при положительных температурах понижена очень сильно; крайне снижено также содержание воды. Кроме приведенных в таблице исследованных видов может быть назван ряд других, которым свойственна диапауза в развитии тех или иных стадий, например, пронимфы плодожорки, кукурузного и лугового мотыльков, куколки капустной совки, белянок, многих Notodontidae (Notodonta, Cerura), яйца многих Liparidae (Orgya, Lymanthria) и Acridiidae (Locusta, Aeropus, Omocestus, Melanoplus).

Существенно отметить, что количество жира, видимо, мало характеризует эти три группы, так как оно может быть велико у нехолодостойких видов, например, Calliphora, и очень низко у холодостойких, например, в яйцах непарного шелкопряда, в куколках Daseocheta alpium. Наблюдаются и обратные соотношения.

Подавление дыхания низкими температурами у развивающихся, но окончивших питание личинок Calliphora erythrocephala показало малую его стойкость к этим влияниям (рис. 1); величины распределяются по прямой, которая приходит к нулю при —5°, —6° С. Интенсивность

дыхания при нуле и отрицательных температурах до —2,5° еще очень значительна и достигает 100—50 мм³ на 1 г живого веса за 1 час. Понижение температуры вызывает лишь снижение активности личинок, но не остановку; при температуре ниже нуля они в течение суток сохраняют способность к движению, хотя и очень медленному. Перенесение низких температур возможно только в переохлажденном состоянии: после нескольких часов пребывания при отрицательных температурах личинки при возвращении их в условия оптимум способны окукляться и давать имаго. Замерзание личинок наступает при —3°, —4°, реже при —2°; после оттаивания насекомые всегда гибнут; гибель большею частью наступает не сразу, и после оттаивания (если это сделать сразу после замерзания) личинки реагируют движением челюстей при раздражении кожи в области ганглия; спустя несколько часов наступает гибель. Аналогичная картина гибели наблюдалась и у растущих гусениц озимой совки и лугового мотылька.

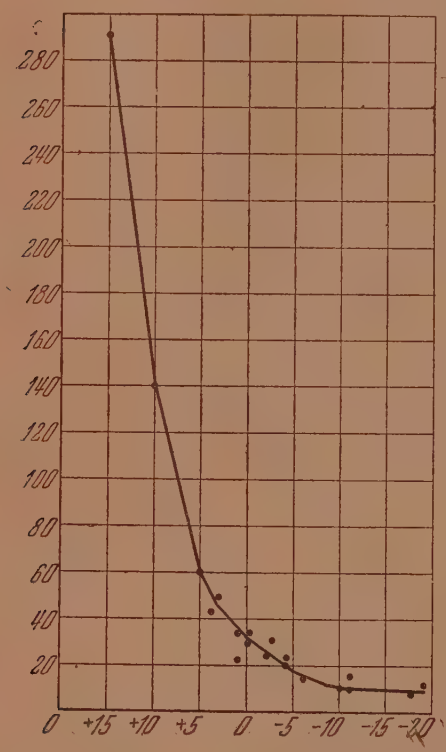

Рис. 2. Дыхание гусениц Lasiocampa quercus L. (Обозначения те же, что на рис. 1)

Существенно отлична картина подавления дыхания низкими температурами у гусениц Lasiocampa quercus в спячке; данные приведены на рис. 2; для исследования брались особи весом в 100—150 мг. Понижение температуры приводит к быстрому падению интенсивности дыхания лишь от 15° до 5° С, тогда как дальнейшее падение температуры подавляет его слабо, ниже —10° (до —17°, —19°) величины остаются почти константными. При температуре —6°, —8° гусеницы замерзают, превращаясь в твердую массу, их можно ломать; тем не менее после пребывания в замерзшем состоянии в течение нескольких суток при перенесении их в температуру 15° они быстро оттаивают и через несколько часов приходят в активное состояние и начинают затем питаться и расти. Нужно отметить, что гусеницы этого вида способны замерзать и вновь возвращаться в активное состояние при наличии пищи в кишечнике. Температура —10°, —11° переносится ими в замерзшем состоянии в течение многих суток, но при —12°, —15° они погибают в течение нескольких часов, хотя, как и для мух, констатировано сохранение раздражимости в первые моменты после оттаивания.

Более легко переносят замерзание гусеницы младших стадий, имеющие полосатый рисунок (вес около 40—50 мг), и в двух случаях для таких особей мною получены величины для дыхания (при измерении в течение 10 часов в каждом случае) при —17,5° и при —19°.

Из приведенных данных видно, что подавление дыхания низкими температурами у насекомых, впадающих в спячку, существенно от-

лично от того, что найдено для первой группы; здесь дыхание разделено на два компонента — термолабильный, легко подавляемый влиянием низкой температуры, аналогичный всему дыханию первой группы, и термостабильный, являющийся особенностью этой группы.

Подавление дыхания низкими температурами у диапаузирующих стадий дает близкую картину тому, что найдено для гусениц Lasiocampa quercus, но термостабильное дыхание в этом случае составляет больший процент от общего дыхания (табл. 2); материал приводится на рис. 3, 4, 5 и 6.

Диапаузирующие пронимфы Croesus septentrionalis (рис. 3) подвергались влияниям низкой температуры вынутыми из кокончиков по десять особей в каждой серии. Они замерзают и становятся совершенно твердыми уже при температуре —4°, —6°; понижение температуры до этой зоны ведет к очень резкому подавлению дыхания, тогда как ниже —5° (до —15°) дыхание подавляется слабо, а далее остается константным. Насекомые легко переносят многократные замерзания и оттаивания, после чего окукливаются. Определения дыхательного коэффициента дали достаточно правильные величины лишь до —5°; дыхательный коэффициент равен 0,75.

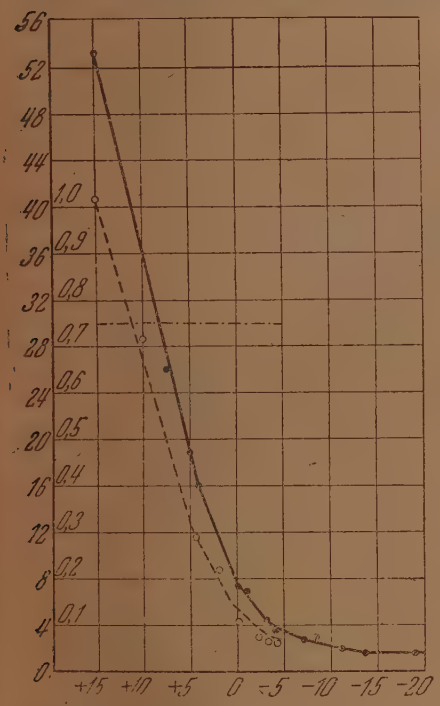

Рис. 3. Дыхание пронимф Croesus septentrionalis L.; сплошная линия — поглощение кислорода, штриховая линия — выделение углекислоты, пунктир — дыхательный коэффициент; ордината — количество кислорода в мм³ на 1 г живого веса за 1 час и дыхательный коэффициент, абсцисса — температура

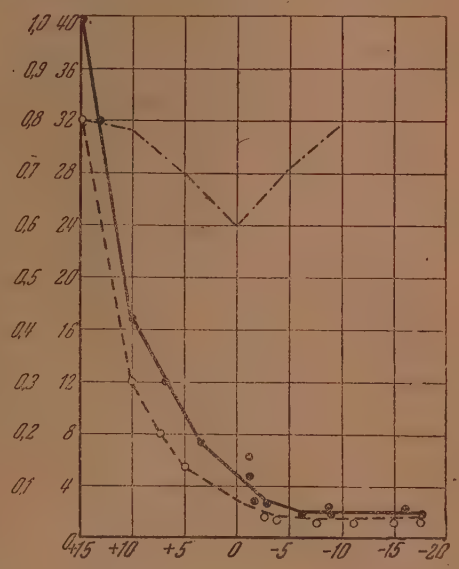

Рис. 4. Дыхание яиц Lymanthria dispar L. (Обозначения те же, что на рис. 3)

Диапаузирующие яйца Lymanthria dispar брались по весу, по 1 г в каждой серии; они не замерзают при отрицательных температурах, но остаются в переохлажденном состоянии до температуры —17,5°. Дыхание (рис. 4) резко подавляется снижением температуры до —5°, —6°, после остается константным. Дыхательный коэффициент дает сходное распределение с тем, что ранее (1935) было найдено у гусениц кукурузного мотылька: при 15° он близок к 0,80, с падением темпе-

ратуры падает до 0,60 (при нуле) и затем вновь возрастает до 0,80 при падении температуры до —10° и далее остается константным. Низкие температуры до —20° переносятся легко, и яйца дают полный выход после окончания диапаузы.

Диапаузирующие куколки Acronycta rumicis брались для измерения по пяти особей (около 1 г живого веса); они также остаются в пере-

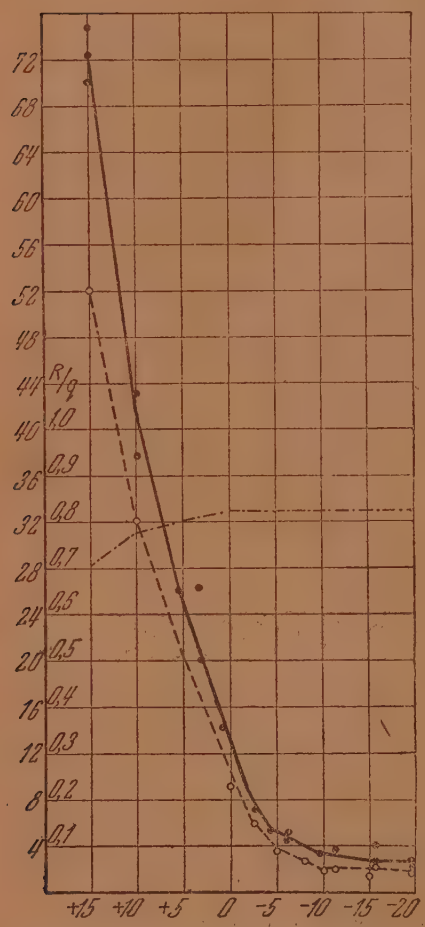

Рис. 5. Дыхание куколок Acronycta rumicis L. (Обозначения те же, что на рис. 3)

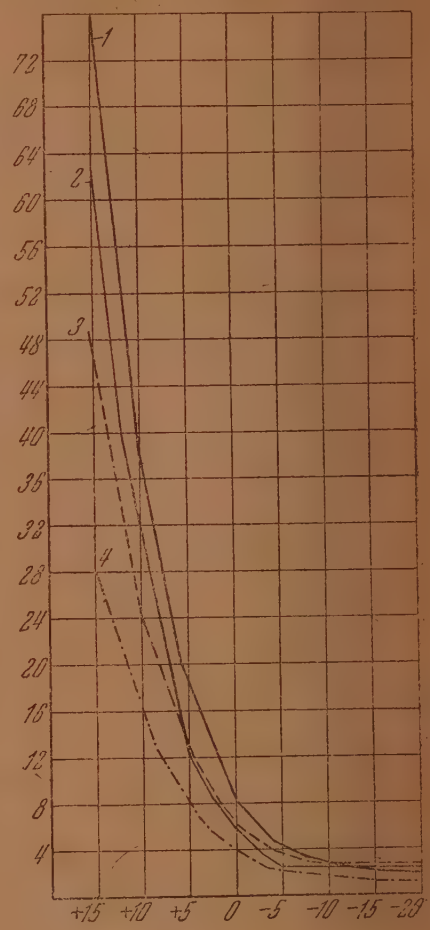

Рис. 6. Дыхание куколок различных Acronyctinae; 1 и 2—A. auricoma F. и A. menyantidis View., 3 — Calocasia coryli L. и 4 — Dasocheta alpium Osbek. (Ордината и абсцисса, как и на прежних рисунках)

охлажденном состоянии до температуры —20° С. Дыхание легко подавляется понижением температуры до —10°, после чего падение температуры не меняет интенсивности дыхания до —20° (рис. 5). Определение дыхательных коэффициентов показало при положительных температурах более низкие (0,71), повышающиеся при понижении температуры к нулю (до 0,83) и далее константные при отрицательных температурах.

Изучение подавления дыхания низкими температурами у куколок других видов Acronyctinae, некоторых Arctiidae (Spilosoma lubricipedum) и Notodontidae (Pheosia, Lophopteryx) дало в общем сходную картину с тем, что только что описано, но показало и видовые отличия, особенно заметные до температур —5°, —10° (рис. 6). Виды рода Acronycta дают более похожие кривые, чем виды других родов, особенно Daseocheta. Другие исследованные виды рода Acronycta (A. leporina L., A. alni L.) дают очень сходные кривые с тем, что приведено для A. auricoma и A. menyantidis.

В заключение я привожу выражение интенсивности термостабильного дыхания в процентах дыхания при 15° С для разных исследованных видов (табл. 2).

Таблица 2. Процент термостабильного дыхания у разных видов насекомых

Название вида	На 1 г живого веса на 1 час (мм³)		% термостабильного дыхания
	поглощение O_2 при 15°С	термостабильное дыхание	
Calliphora erythrocephala (личинки)	600	0	0
Lasiocampa quercus (гусеницы)	280	10	3,6
Croesus septentrionalis (пронимфы)	55	1,8	4,0
Acronycta rumicis (кукол.)	70	3,0	4,3
Lymanthria dispar (яйца)	40	2,0	5,0
Calocasia coryli (кукол)	50	3,0	6,0

Из сравнения приведенных цифр и кривых видно, что в общем есть обратная зависимость между интенсивностью дыхания при 15° С и процентом термостабильного дыхания.

Полученные данные принципиально согласуются с имеющимися в литературе; по Калабухову (1935) личинки мучного хрущака способны выдерживать охлаждение до —17,1°; кривая дыхания по форме очень сходна с тем, что дали в наших опытах гусеницы Lasiocampa quercus; при 15° интенсивность дыхания личинок мучного хрущака примерно равнялась тому, что наблюдалось для гусениц, но при температуре —10° интенсивность была несколько выше; повидимому, кривая в части отрицательных температур в этом случае несколько неполна.

3. Особенности термостабильного дыхания насекомых

Из изложенного в предыдущем разделе материала видно, что холодостойкие фазы насекомых характеризуются дыханием, в известной части не подавляемым низкими температурами. Является вопрос, каковы причины этой устойчивости дыхания.

В табл. 1 приведены данные, показывающие в согласии с результатами работы Spooner (1927), что диапаузирующие особи содержат мало каталазы; с другой стороны, установлено (Кожанчиков, 1935), что известная часть обмена у диапаузирующих фаз замещена апоксибиозом. Наряду с этим из работ Bodine и его школы (1934—1938) известно, что диапаузирующие яйца Melanoplus mexicanus характеризуются дыханием, слабо подавляемым цианом; процент неподавляемого синильной кислотой дыхания возрастает с началом впадения яиц в диапаузу и достигает максимума (до 80% от общего дыхания) в период диапаузы. Далее выяснено, что разрушение клеточных структур не по-

давляет дыхания диапаузирующих яиц, тогда как дыхание развивающихся яиц этим полностью подавляется.

Естественно встает вопрос, каково отношение исследованных холодостойких и нехолодостойких фаз к воздействию наркотиков; есть ли параллель между существованием термостабильного дыхания и стойкостью к наркотикам?

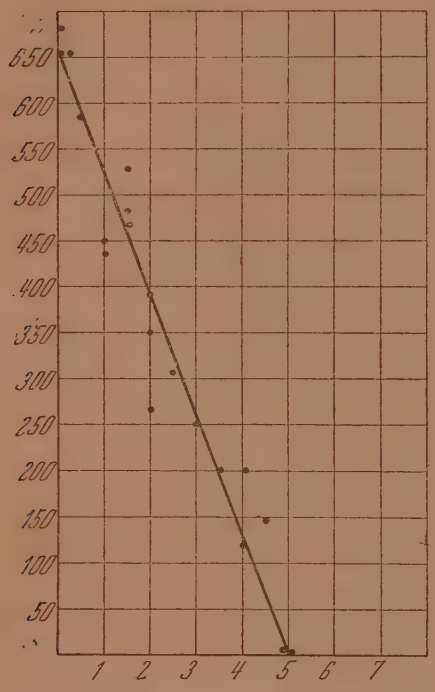

Рис. 7. Влияние хлороформенного наркоза на дыхание окончивших рост личинок Calliphora erythrocephala L.: ордината — количество кислорода в мм³ на 1 г живого веса за 1 час, абсцисса — время в минутах

В качестве наркотизирующего вещества в наших опытах служил хлороформ: как показали исследования, отношение к наркозу у развивающихся личинок Calliphora и холодостойких куколок Acronycta rumicis оказалось очень отличным. На рис. 7 дана кривая подавления дыхания личинок Calliphora парами хлороформа. Как видно, подавление дыхания происходит быстро, и уже через 4—5 минут подавляется все дыхание, и восстановления обмена не наступает. Нетрудно видеть из сравнения рис. 1 и 7, что реакции дыхания развивающихся личинок Calliphora на отрицательные температуры и наркоз очень сходны. Дыхание падает по прямой, достигая нуля при летальной температуре или летальном сроке наркоза.

Существенно отлична картина наркоза диапаузирующих куколок Acronycta rumicis (рис. 8). Здесь подавление дыхания происходит значительно медленней, причем полностью дыхание не подав-

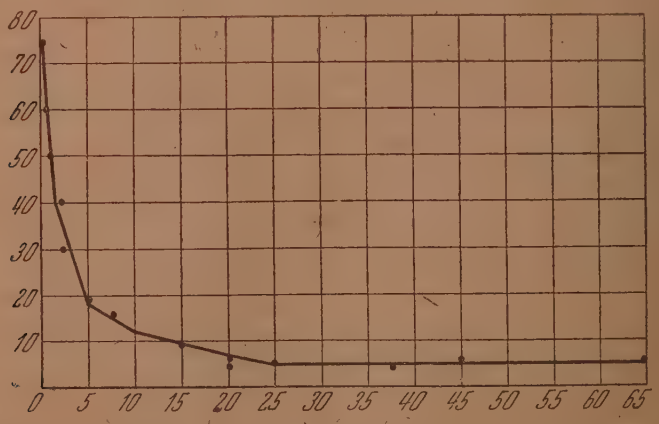

Рис. 8. Влияние хлороформенного наркоза на дыхание диапаузирующих куколок Acronycta rumicis L.: ордината — количество кислорода в мм³ на 1 г живого веса за 1 час, абсцисса — время в часах

ляется наркозом даже через 80—90 часов. После 25 часов наркоза устанавливается константный уровень дыхания, около 5 мм³ на 1 г живого веса за 1 час, на котором он остается очень длительный период; гибель диапаузирующих куколок от хлороформенного наркоза наступает лишь после 150—200 часов пребывания в насыщенной хлороформом атмосфере. Сравнение рис. 5 и 8 показывает и в этом случае большое сходство реакции дыхания на термические влияния и наркоз.

4. Заключение

Изложенные факты показывают, что причины летального действия отрицательной температуры на насекомых лежат скорее в нарушении обмена, именно клеточного их дыхания, но не в грубых воздействиях, связанных только с разрушением клеток кристаллизацией воды или разрушением их путем высушивания в связи с поглощением воды растущими кристаллами.

Наиболее холодостойки диапаузирующие стадии; клеточное дыхание в этом состоянии в минимальной степени обусловлено оксидазами; оно не связано с клеточными структурами, так как не тормозится наркотиками; это характерно для дыхания, протекающего за счет жиров при участии дегидраз (Dixson, 1929; Meldrum, 1934). Это может быть сопоставлено также с наличием анаэробиотического использования жиров у диапаузирующих насекомых (Кожанчиков, 1935) и данными Payne (1930) о понижении иодного числа жиров насекомых после воздействия низких температур, а также с преобладанием непредельных жирных кислот в жирах насекомых (Timon-David, 1930), особенно в состоянии диапаузы.

Не трудно видеть, что в этом случае замерзание соков насекомого имеет второстепенное значение, так как это не разрушает дыхания. Из приведенных кривых видно, что подавление дыхания отрицательными температурами насекомых, как переохлаждающихся под их действием, так и замерзающих, происходит в одинаковой мере. Замерзание воды не меняет обмена и не уменьшает дыхания против того, что наблюдается при переохлаждении, следовательно, замораживание насекомого не дает права говорить об «анабиозе», т. е. о полной остановке жизненных процессов (Бахметьев, 1901, Лозина-Лозинский, 1937) у этих форм.

Дыхание нехолодостойких форм существенно отлично; здесь наблюдается значительная роль оксидаз (каталаз), и дыхательный процесс сосредоточен на клеточных структурах (в значительной мере оболочках), изменение которых и влечет резкое и необратимое нарушение дыхания и его остановку. Нарушение структур происходит как при наркозе, так и при замерзании воды в клетках. Возможно, что это дыхание может разрушаться низкой температурой, не ведущей еще к замерзанию воды в тканях, но меняющей структуры клеточных оболочек.

Повышение холодостойкости при дегидрации (Payne, 1927, 1929) может быть связано с изменениями дыхания при потере воды (Belehradek et Mladek, 1934; Bodine and Thompson, 1935, 1936), уменьшением активности оксидаз и, может быть, компенсаторным усилением неподавляемого наркозом дыхания; последний момент не доказан и требует экспериментов. Таким образом количество воды в организме влияет на холодостойкость косвенно.

Количество жира также имеет меньшее значение, чем его состав; во всяком случае холодостойкие яйца непарного шелкопряда содержат всего 5—6% жира, тогда как нехолодостойкие личинки Calliphora имеют его до 30%; с другой стороны, очень холодостойкие пронимфы кукурузного мотылька также содержат до 59% жира.

В заключение может быть отмечено, что для Tardigrada, столь характерных стойкостью к низким температурам (и высушиванию), установлена также высокая степень стойкости к асфиксии (Baumann, 1929); связана ли она с наличием аноксиобиоза и неподавляемого наркозом дыхания, не известно.

5. Выводы

1. Холодостойкость насекомых связана с физиологическим состоянием организма; наиболее холодостойки диапаузирующие стадии, менее холодостойки насекомые в спячке, тогда как развивающиеся и растущие практически нехолодостойки.

2. Различия холодостойкости этих трех групп связаны с особенностями дыхания; в то время как растущие фазы характеризуются дыханием, идущим за счет деятельности оксидаз и связанным с клеточными структурами, дыхание холодостойких стадий не связано со структурой клеток и обусловливается дегидразами, протекая преимущественно за счет жиров.

3. Дыхание растущих и развивающихся насекомых полностью подавляется наркозом и низкими температурами; разрушающее влияние этих агентов связано с разрушением ими клеточных структур. Дыхание холодостойких фаз не подавляется полностью низкими температурами, но характеризуется известной частью, не подавляемой отрицательными температурами, которая стабильна также в отношении влияния наркотиков [и синильной кислоты (Bodine, 1934)]; разрушение клеточных структур не ведет к разрушению этой части дыхания.

4. Замерзание насекомых вызывает их гибель лишь в случае малого процента термостабильного дыхания или его отсутствия; у стадий, которым свойственен значительный процент термостабильного дыхания, замерзание воды и нарушение клеточных структур не ведет к гибели и имеет второстепенное значение в стойкости к отрицательным температурам.

5. Количество жира в организме не имеет прямой связи с холодостойкостью; можно ожидать скорее связи между составом жира (количеством ненасыщенных жирных кислот) и холодостойкостью. Количество воды в организме оказывает влияние на холодостойкость в связи с изменением процессов клеточного дыхания, но не в связи с условиями переохлаждения организма и дельтой его соков.

ЛИТЕРАТУРА

1. Bachmetjev P., Temperaturverhältnisse bei Insekten. Leipzig, 1901.— 2. Baumann H., Zool. Anz., 86, 44—48, 1929,— 3. Belehradek J., Protoplasma, 3, 317—326, 1928.— 4. Belehradek J., Protoplasma, 12, 406—432, 1931.— 5. Belehradek J. et Mladek J., Protoplasma, 21, 335—339, 1934.— 6. Bodine J., Journ. Cell. Comp. Phys., 4, 397—404, 1934.— 7. Bodine J., and Boell E., Journ. Cell. Comp. Physiol., 5, 97—113, 1934.— 8. Bodine J. and Boell E., Loc. Cit., 4, 475—482, 1934.— 9. Bodine J. and Boell E., Loc. Cit., 8, 213—230. 1936.— 10. Bodine J. and Boell E., Loc. Cit., 7, 455—463, 1936.— 11. Bodine J., and Boell E., Physiol. Zool., 10, 245—257, 1937.— 12. Bodine J. and Boell E., Journ. Cell. Comp. Physiol., 11, 41—63, 1938.— 13. Bodine J. and Thompson V., Loc. Cit., 6, 255—261, 1935.— 14. Bodine J. and Walkin J. Physiol. Zool., 7. 464—469, 1934.— 15. Dixon M., Biol. Rev., 4, 352—397, 1929.— 16. Dixon M. and Elliot K. Biochem. Journ., 23, 812—830, 1929.— 17. Иванов С. и Савченко Е., Защ. Раст., 11, 5—14, 1936 — 18. Калабухов Н., ДАН СССР. 1 (Н. С.), 419—425, 1934.— 19. Kalabuchov N. Zool. Jahrb., 53, 567—601, 1934 (Physiol.).— 20. Kalabuchov N. Zool. Jahrb. (Physiol.), 55, 47—64, 1935.— 21. Калабухов Н. Зоологический журнал, 14, 97—112, 1935.— 22. Кожанчиков И., ДАН СССР, 3, 369—371, 1935.— 23. Кожанчиков И., Там же, 2, 322—328, 1935.— 24. Кожанчиков И., ДАН СССР, 19, 759—761, 1938.— 25. Кожанчиков И., Экспериментально-экономич. методы исследования в энтомологии, Сельхозгиз, 1—212, 1937.— 26. Лозина-Лозинский Л., Защ. Раст., 1, 1935.— 27. Лозина-

Лозинский Л., Зоологический журнал, 16, 614—642, 1937.— 28. Лозина-Лозинский Л., Зоологический журнал, 17, 91—101, 1938.— 29. Meldrum N., Cellular respiration. London, XII + 116, 1934.— 30. Payne N., Journ. Morphol., 43, 521—546, 1927.— 31. Payne N., Ann. Amer. Ent. Soc., 22, 601—621, 1929.— 32. Payne N., Ecology, 11, 500—504, 1930.— 33. Robbie W., Boel J. and Bodine J., Phys. Zool., 11, 54—61, 1938.— 34. Robinson W., Jonrn. Econ. Entom., 80—87, 1927.— 35. Robinson W., Colloid Symposium Monograph, 5, 199—218, 1928.— 36. Sacharov N., Ecology, 11, 505—517, 1930.— 37. Slifer E., Journ. Morphol., 53, 1—21, 1932.— 38. Spooner C. Illin. St. Nas. Hist. Surv. Bull., 16, 443—446, 1927.— 39. Thompson V. and Bodine J. Phys. Zool., 9, 455—470, 1936.— 40. Timon-David J., Ann. Fac. Sci. Marseille (2) 4, 29—207, 1930.— 41. Warburg O. Bioch. Zeitschr., 231, 492—497, 1931.

THERMOSTABLE RESPIRATION IN ITS RELATION TO THE COLD-HARDINESS OF INSECTS

By I. W. Kozhantchikov

Zoological Institute, Academy of Sciences, USSR

Summary

The present investigation considers the peculiarities of the respiration of cold hard insects and those not resistant to the influence of the temperatures below zero. The following species were used for the study: the full grown larvae of Calliphora erythrocephala Meis., the caterpillars et Lasiocampa quercus L., the praepupae of Croesus septentrionalis L. in diapause, eggs of Lymanthria dispar L., pupae in diapause of Acronycta rumicis L., A. leporina L., A. megacephala L., A. alni L., A. auricoma F., A. menyantidis View., Calocasia coryli L., Deseocheta alpium Osbek. and Spilosoma lubricipedum Esp.

The respiration was studied by mean of a special apparatus, described in earlier works (Kozhantchikov, 1935, 1937); the low temperatures were attained by mean of cryohydrates and ice salt mixtures. The narcotisation was performed by chloroform; the chloroform was introduced into containers of microrespirometer or narcotisation was performed in a special reservoir.

The following summary of the results can be made.

1. The cold-resistance of insects depends upon the physiological state of the organism; the most resistant are the stages in diapause (praepupae of Croesus septentrionalis L., eggs of Lymanthria dispar L., pupae of Acronyctinae); not so resistant are stopped in development by the influence of low temperature: the caterpillars of Lasiocampa quercus L. (and also the praepupae of Agrotis segetum Schiff.) and practically not resistant are the developing (or growing) insects — the full grown larvae of Calliphora erythrocepha, the growing caterpillars of Loxostege sticticalis and those of Agrotis segetum.

2. The difference of the cold hardiness of these three groups is connected with the peculiarity of their cellular respiration. The respiration of growing insects is characterised by the prevalent rôle of oxidases, the activity of which is connected with the structure of the cells; in cold-hard insects the respiration is tightly connected with the anoxybiotic process and is caused by the activity of dehydrases; their activity depends not upon the structure of cells but is based upon the not saturated fat-acids (Dixon, 1929; Meldrum, 1934), which are so typical for the fats of insects (Timon-David, 1930).

3. The respiration of growing or developing insects is fully destroyed by narcotics (chloroform) and by low temperatures; the depressive action of these factors is connected with their destruction of the cell structures. The respiration of cold-hard insects includes a thermostable part, which is also not destroyed by the action of

narcotica (and cyanide, Bodine, 1934). The destroying of cell structures does not influence upon this part of the respiration; the cold resistance increases parallel with the increase of this thermostable respiration.

4. The freezing of the protoplasm causes the death of insects only in the case, when the thermostable respiration is absent or is present in a small percent. Many insects which in diapause are characterised by a high percent of thermostable respiration can freeze without any lethal effect (Pyrausta nubilalis Hb., Lasiocampa quercus L., Croesus septentrionalis L.). This shows that the surviving of these insects after freezing does not permit to consider the freezing state as real «anabiosis» (Bachmetjev, 1901; Losina-Losinsky, 1937) as it is characterised by the presence of respiration.

5. The quantity of fat shows no direct connection with the intensity of the thermostable respiration and the cold hardiness of insects. It is more probable to suspect the importance of the quality of fats and namely the role of not saturated fat acids. The increase of cold-hardiness of insects after dehydration (Payne, 1927) could be connected with changes in cellular respiration.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVIII 1939 г. ВЫП. 1

СРАВНИТЕЛЬНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КЛЕЩЕЙ DERMACENTOR MARGINATUS SULZ и IXODES RICINUS L.

Н. И. Алфеев

Ленинградская пироплазмозная станция

Изучение экологии клещей Ixodes ricinus и Dermacentor marginatus после классических работ Nuttall было продолжено в последние годы рядом советских и иностранных исследователей (Павловский, Оленев, Померанцев, Благовещенский, Алфеев, Mac Leod, Mgiinac и Oswald, Thompson, Walton). Ввиду эпизоотологического значения этих клещей в распространении пироплазмозов домашнего скота изучение их экологии должно быть проведено по возможности в разнообразных зонах нашей страны. Излагаемые ниже наблюдения относятся к Унечскому району Орловской области, где встречаются оба вида, что представило удобный случай для сравнительного изучения некоторых экологических свойств названных объектов.

Весна 1934 г. в условиях Унечского района была очень ранней и теплой; в 1935 г., наоборот, теплая погода, а в связи с ней и биологические проявления весны наступили с значительным запозданием (табл. 1).

Таблица 1. Весенние явления в жизни животных и растений в 1934 и 1935 гг.

Явление	Даты	
	1934 г.	1935 г.
Прилет грачей	5.III	11.III
» скворцов	14.III	18.III
Цветение яблони	8.V	28.V
» вишни	1.V	21.V
Полное распускание леса	1—10.V	18—28.V
Вылет комаров	25.IV	7—8.V
Начало лета слепней	2.V	26.V

Численность I. ricinus в 1935 г. была меньше, чем в 1934 г. Так, при осмотре стада крупного рогатого скота, пасшегося в течение ряда лет на одном и том же пастбище, максимальная весенняя встречаемость I. ricinus на животных была приурочена в 1934 г. к 2 мая и равнялась 13 самцам и 86 самкам при средней пораженности коров—7 самцов и 72,3 самки на голову; в 1935 г. она была приурочена к 8 мая и равнялась 4 самцам и 62 самкам при средней пораженности — 3 самца и 34,5 самки на голову. В то же время численность этого вида в летние месяцы была в 1935 г. выше, чем в 1934 г.

Численность же D. marginatus ранней весной 1935 г. была, наоборот, большей, чем ранней весной 1934 г. Так, наибольшая средняя пораженность клещами D. marginatus коров весной 1934 г. равнялась 59,3 клеща на голову, а весной 1935 г.— 76,1 клеща на голову при тех же условиях пастьбы.

Ту же картину, как у крупного рогатого скота, мы наблюдали и при осмотре собак. Так, максимальная весенняя зараженность клещами D. marginatus наблюдалась на собаках: в 1934 г., 3/V, найдено 105 взрослых D. marginatus и 31 взрослых Ixodes ricinus; в 1935 г., 29/IV, найдено 149 взрослых D. marginatus и 1 самец I. ricinus.

Самая ранняя находка весной взрослых D. marginatus относится к 25. III. 1935 г., гораздо раньше первой находки I. ricinus (12. IV. 1935). В 1934 г. работа продолжалась до самого выпадения снега; во все это время, начиная с осени, численность D. marginatus была почти на одном уровне, который в осенний период вообще очень невысок; численность же I. ricinus, достигающая в августе значительной высоты, падает до нуля значительно раньше. После этого встречаются лишь единичные особи I. ricinus. Так, 15—17. XI. 1934 г. найдено:

На 11 коровах 3 ♂♂ и 22 ♀♀ D. mogginatus и 2 ♀ I. ricinus
» 4 » 29 ♂ и 9 ♀♀ » » » 3 ♀ » »

7—27 апреля 1937 г. был сделан выезд в место работы в ранний весенний период. При регулярных осмотрах нескольких стад крупного рогатого скота было установлено, что зараженность коров клещом I. ricinus явно возрастает с приближением к теплому времени, зараженность же этих коров D. marginatus, высокая в самый ранний период, остается почти на одном и том же уровне и при последующих осмотрах (табл. 2).

Таблица 2. Заклещевение крупного рогатого скота в ранний весенний период 1937 г. при пастьбе на одних и тех же территориях без перегонов

№ стада	Дата осмотров	Процент заклещевания		Минимум				Максимум				Среднее			
				D. marginatus		I. ricinus		D. marginatus		I. ricinus		D. marginatus		I. ricinus	
		Dermacentor	Ixodes	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
I	8.IV	100	0	20	25	—	—	37	39	—	—	30,0	33,0	0	0
	15.IV	100	100	19	27	1	1	39	65	2	11	27,83	49,33	1,0	4,83
II	11.IV	100	100	39	46	2	3	131	155	7	13	88,4	106,2	3,2	6,6
	18.IV	100	100	46	81	10	19	136	222	15	32	99,0	147,0	13,0	24,2
	26.IV	100	100	34	43	20	76	107	130	64	111	78,2	96,0	34,4	92,2
III	10.IV	100	100	36	56	0	2	106	124	2	8	72,33	86,67	1,33	4,67
	17.IV	100	100	44	73	8	22	83	114	13	32	65,0	88,33	10,33	26,0
	24.IV	100	100	53	61	14	63	84	92	32	106	72,0	79,0	24,67	80,67
IV	19.IV	100	100	4	10	3	27	22	32	28	68	13,57	21,86	14,14	39,0
	24.IV	100	100	4	4	11	50	58	56	29	94	17,86	23,0	18,86	67,0

Такая разница в количестве встречаемых D. marginatus и I. ricinus осенью и весной зависит от разного характера реакции этих клещей на понижение температуры.

Еще в 1934 г. установлено, что особенно сильный подъем кривой пораженности домашних животных клещом D. marginatus относится к апрелю; затем в мае, с наступлением летней жары, зараженность клещами резко падает, снижаясь до нуля. Все лето 1934 г. мы наблюдали полное отсутствие нападающих взрослых D. marginatus на скоте. По методу Нуталля с приближением осени (10.VIII) взрослые D. marginatus вновь начинают ловиться в природе и на животных, однако заклещевение ограничивалось единичными экземплярами. Таким образом в летний период взрослые D. marginatus как бы «исчезали» из нашего поля зрения.

Данные 1935 г. целиком подтвердили эту картину. Кроме того летнее исчезание нападающих клещей было установлено и на участке,

изолированном от домашнего скота, путем 4-дневных экспериментальных выгонов 3 коров на этот участок (табл. 3).

Таблица 3. Ход сезонной пораженности клещами участка, изолированного от домашних животных

Даты выгона, 1935 г.	Колич. суток, в течение которых производился выпас	Количество голов	Количество клещей на одной корове											
			D. marginatus						I. ricinus					
			среднее		миним.		максим.		среднее		миним.		максим.	
			♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
7—11.V	4,5	3	79,7	114,7	60	93	91	140	11	57,7	9	54	12	58
27.VI—1.VII	4	3	0	0	0	0	0	0	3,33	22,0	1	17	5	25
12—16.VIII	4	3	0,33	0	0	0	1	0	4,67	25,0	3	23	7	26
12—16.IX	4	3	5,33	3,67	3	3	8	4	23,67	59,67	9	25	37	97
5— 9.V 1936 г.	4	3	10,0	19,67	1	7	25	45	10,0	67,0	5	36	17	125

Поскольку взрослые D. marginatus на представителях дикой фауны совершенно не были обнаружены в 1934—1935 гг. (табл. 6), мы сделали заключение, что повсеместное «исчезание» взрослых D. marginatus из нашего поля зрения есть результат не исчерпаемости, а иных причин.

Сопоставляя время падения весенней зараженности клещом D. marginatus стада крупного рогатого скота, пасущегося на одном и том же пастбище в 1934 и 1935 гг., мы видим, что оно произошло в 1935 г. примерно на 12—13 суток позднее. В том и другом случаях оно совпало с подъемом температуры и с полным распусканием листьев в лесу. Об этом же говорят данные заклещевения коров в ранний весений период (в апреле 1937 г.), когда, несмотря на пастьбу коров на одном пастбище, залкещевение не снижалось, а было на одном уровне (табл. 2).

Наблюдения показали, что описанное летнее снижение есть результат недеятельного состояния взрослых D. marginatus в летний период. Весною (2 мая 1935 г.; 7, 8, 9, 14, 15, 16 мая 1936 г.) клещи ведут себя активно, взбираются на высокие стебли, поднимают передние ноги вверх, как бы в ожидании хозяина и т. д. Летом же (1, 18, 21 июля; 2, 3, августа 1936 г.; 21, 22, 23 августа 1935 г.), наоборот, они, будучи выпущены на траву, стремились вниз, к корням травы, прятались в укромные места и, сложив ноги, впадали в неподвижность [1].

У клещей I. ricinus такого инертного состояния в летний период не наблюдается. В связи с этим количество I. ricinus на скоте, начиная с весны, снижалось постепенно в результате пастьбы на определенном участке и кормления взрослых клещей на домашних и диких животных. Однако даже в этом случае кривая I. ricinus не достигала нуля. Что же касается непастбищных участков, где возможен переход взрослых клещей лишь на представителей дикой фауны (взрослые I. ricinus паразитируют на зайце, еже, белке и др.), то и там количество взрослых клещей снизилось сравнительно мало при полном исчезновении D. marginatus (табл. 3 и 6).

[1] Подобная же картина наблюдалась при регулярных просмотрах садков (в природе) в 1935 и 1936 гг. Подробнее об этом будет изложено в особой статье о сезонной активности D. marginatus.

Что делают D. marginatus, искусственно выведенные из неподвижности в летний период, попадая на подходящего хозяина? 24.VII.1935 г. несколько голодных самцов и самок путем продолжительного дыхания на них были выведены из неподвижного состояния и посажены на корову. Часть клещей (3 самца и 3 самки) присосались к животному. При дальнейшем наблюдении над сроками питания самок выяснено, что они почти нормальны и лишь несколько превышали весенние сроки (7, 9 и 11 суток).

Одна из самок, достигших упитанности, была снята и помещена в природные условия 2.VIII.1935 г. (методика описана ниже). Упомянутая самка в осенний период яиц не отложила; точно так же D. marginatus, снятые с животных в августе и позднее, в естественных условиях (колебание температуры в августе 1934 г. от 7 до 26° С; в августе 1935 г.— от 6 до 30,8° С) яиц не откладывали. Яйцекладка в наших наблюдениях имела место весною — после перезимовывания упитанных самок, которые начинают яйцекладку в природных условиях при более низких температурах (11—25 мая 1935 г. от 0,4 до 23,2° С) уже через 14 суток после снятия с животного (см. ниже).

Экологическая приуроченность D. marginatus и влияние различных естественных условий на быстроту метаморфоза клещей.

Еще в 1934 г. была уже выявлена приуроченность D. marginatus к лесу. В 1935 г. многочисленными весенними обследованиями, по методу Нутталя, выявлены стации, сильно пораженные клещом. Таковы: березовая поросль (табл. 4, стация 3), березовые «колки» (табл. 4, стация 5), кустарниковое понижение (стация 7), дубовая роща (стация 9). При анализе почвенных проб этих стаций найдено, что почва характеризуется небольшой влагоемкостью и незначительным количеством гумуса. Стации же, обладающие повышенной влагоемкостью почвы и избытком накопления гумуса, были совсем свободны от клещей или поражены ими в незначительной степени. Таковы высокоствольная осина, расположенная в низине (стация 2); лозовый кустарник, расположенный в долине (стация 4); замкнутое болото с лозняком (стация 10). Активная реакция почвы не могла быть поставлена в связь с распространением клещей. Клещи встречались в большом числе как на слабокислых почвах с pH около 6, так и на оподзоленных кислых почвах с pH = 4,9 (стация 7, табл. 4).

Для выяснения влияния экологической обстановки на жизнедеятельность клещей в упомянутые 10 биотопов были помещены на землю в садках (мешках из шелка или хлопчатобумажной ткани) упитанные клещи D. marginatus различных стадий. При осмотрах отмечалось следующее: продолжительность периода между сниманием самки с животного и началом яйцекладки, продолжительность созревания личинок, нимф и взрослых клещей и их выживаемость в голодном состоянии. При этом замечено, что развитие D. marginatus сильно затягивается в стациях, затененных и влажных, например, лозовый куст на травяном болоте с долинным режимом и еловая затененная стация. Там же задерживалась и гибель молодых стадий (табл. 5, стация 4 и 6).

По данным 1935 и 1936 гг., продолжительность жизни взрослых D. marginatus в голодном состоянии во всех стациях превышает два года, так как клещи, пережившие зиму 1934/1935 г., благополучно пережили лето 1935 г., в большом проценте пережили зиму 1935/1936 г., в некоторой части пережили лето 1936 г. и вновь отправились в зимовку 1936/1937 г.

Таблица 4. Естественная пораженность клещами D. marginatus различных стаций и их характеристика

№ стации	Растительность	Максимальная пораженность стаций: даты	количество пройденных шагов	количество пойманных D. marginatus: ♂♂	♀♀	среднее количество пойманных клещей на 100 шагов (в %)	Характеристика пораженности
1	Березовые «колки», дубовый молодняк, изредка крупные березы и ели	24.IV. 1935 г.	136	2	0	1,47	Средняя в 1935 г.
		28.IV. 1936 г.	93	3	0	3,22	Сильная в 1936 г.
2	Высокоствольная осина, во 2-м ярусе дуб, ель, яблоня	24.IV. и 13.V. 1935 г.	110	0	1	0,91	Малая
		28.IV, 1 и 12.V. 1936 г.	196	0	1	0,51	
3	Поляна, покрытая березовым кустарником, кругом дуб, береза, изредка ель	24.IV. 1935 г.	228	15	34	21,50	Наиболее сильная в 1935 г.
		28.IV. и 1.V. 1936 г.	459	4	5	2,20	Сильная в 1936 г.
4	Лозовый куст на болоте, расположенном в долине	13.V. 1935 г.	100	0	0	0	Клещей не поймано
		12.V. 1936 г.	90	0	0	0	
5	Березовые «колки», в 4-м ярусе мелкие елочки не выше 1,5 м и невдалеке березовая поросль	26.IV. 1935 г.	115	4	2	5,20	Сильная весною 1935 г.
		30.IV. 1936 г.	152	1	2	1,97	Средняя в 1936 г.
6	Доминируют густые ели и моховой покров, встречается изредка дуб и клен	13.V. 1935 г.	195	3	0	1,54	Средняя
		11 и 18.V. 1936 г.	410	1	1	0,50	
7	Кусты осины и березы, изредка встречается сравнительно крупная осина и ель	26.IV. 1935 г.	195	17	10	13,80	Очень сильная
		29.IV, 2.V. 1936 г.	389	4	8	3,08	
8	Высокоствольная береза доминирует, встречается также дуб	24.IV. 1935 г.	170	0	2	1,20	Слабая
		13.V. 1936 г.	180	0	1	0,55	
9	Редкие дубы, изредка кустарники и единичные экземпляры ели	4.V. 1935 г.	406	19	17	8,90	Очень сильная местами в 1935 г.
		30.IV. и 1.V. 1936 г.	608	6	7	2,14	Сильная в 1936 г.
10	Негустые заросли высокого лозового кустарника	Весной вода исчезает очень поздно 16.V. 1936 г., 18.V. 1936 г.	70	—	—	—	Клещей не было поймано

Дикие и домашние животные в питании клещей и причины, определяющие круг хозяев

Основными хозяевами молодых стадий D. marginatus являются мышевидные грызуны и мелкие насекомоядные. Кроме того, личинки и нимфы были находимы в небольшом проценте на молодых ежах и зайцах.

Основными хозяевами для взрослых D. marginatus надо считать крупных домашних животных, включая собаку.

Таблица 5. Скорость прохождения стадий клеща D. marginatus в различных биотопах по наблюдениям 1935 г.

№ стаций	Продолжительность разных стадий метаморфоза D marginatus при разных условиях															
	от снимания упитанной самки до начала яйцекладки, выхода личинок и гибели их								созревания от яйца до личинок и длительность голодания личинок			созревание от упитанной личинки до нимфы и длительность голодания нимф			созревание от упитанной нимфы до взрослых клещей	
	в более ранний период			в более поздний период			через сколько суток после начала яйцекладки вышли личинки	через сколько суток личинки погибли после выхода	дата откладки яиц	через сколько суток вышли личинки	через сколько суток погибли после выхода	дата отпадания личинок	через сколько дней нимфы вышли	через сколько суток погибли после выхода	дата отпадания нимф и количество их	через сколько суток вышли взрослые клещи
	дата снимания самки	размер самки в мм	через сколько суток началась откладка яиц	дата снимания самки	размер самки в мм	через сколько суток началась откладка яиц										
1	—	—	—	11.V	10 10 11	14 14 14	37	54—60	За 1 сутки с 25 по 25.V — 3 000 яиц	28—41; массовый выход 38—41	13—25	17.VI	13—23	17—52	6.VII—6 18.VII—8 23 VII—14	37—41 28—48 25—37
2	12.IV 18.IV	10 10	37 32	—	—	—	45; у самки снят 18.IV яйца погибли	49—66	—	—	—	17.VI	13—21	13—47	8.VII—3 18.VII—8 23.VII—14	38—42 29—43 28—37
3	12.IV 18.IV	10 10	36 32	—	—	—	37—39 38—40	58—68 56	—	—	—	17.VI	12—19	7—18	20 VII—8 18.VII—5 24 VII—18	28—32 28—35 31—54
4	12.IV 18.IV	10 10	41 60	11.V 11.V	10 10½	26 30	—	—	За 1 сутки с 25 по 28.V — 3 000 яиц	31—46; массовый выход 39—46	74—82	17.VI	18—25	32—48	18.VII—8 24 VII—19	37—47 37—54
5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17.VI	14—25	12—49	12.VII—4 24.VII—19	35 31—45
6	12.IV 18.IV 25 IV 25.IV	10 10 11 9¼	60 51 53 58	—	—	—	более 53 » 56 » 47 » 42	частично более 65	—	—	—	17.VI	15—25	20—70	11.VII—6 24.VII—16	37—44 34—48
7	—	—	—	11.V	9 10 11 11	18 15 15 15	» 43 » 46 » 46 » 46	—	За 1 сутки с 25 по 26.V — 3 000 яиц	27—36; массовый выход 32—35	25	17.VI	10—22	12	23.VII—14	29—38
8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
9	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	17.VI	12—15	28—74	13.VII 24.VII	36—41 34—41

В течение трех лет работы (1934—1936) взрослые D. marginatus на диких животных не находились, кроме одной самки на волке в августе 1934 г. Всего было обследовано 1662 диких животных, среди них 75 ежей, 25 зайцев и 10 белок, пойманных в период активного состояния взрослых клещей. Многие из этих животных в то же время были заражены взрослыми I. ricinus (см. табл. 6, составленную по материалам 1934 и 1935 гг.).

Для выяснения привязанности изучаемых видов клещей к хозяевам среднего по размерам типа было произведено обследование собак и кошек. Последние в условиях Унечского района вели близкий к первым образ жизни, охотясь по лесам за мышевидными грызунами. Оказалось (табл. 7), что D. marginatus встречается исключительно на собаках, а I. ricinus в одинаковой мере паразитирует на собаках и кошках. D. marginatus Унечского района по размерам в 2—4 раза крупнее I. ricinus. D. marginatus в районе Кустаная гораздо мельче представителей того же вида из Унечского и мельче там встречающегося D. silvarum Olen. В то же время в Кустанае D. marginatus встречается (см. Алфеев, 1932) на более мелких млекопитающих (зайцах). Этот факт, а также приуроченность D. marginatus и I. ricinus в Унечском районе к различным по размерам хозяевам заставляют думать о возможности существования связи между размерами клеща и поражаемого им хозяина.

Выводы

1. Первая весенняя находка D. marginatus в условиях Унечского района Орловской области была зафиксирована в марте 1935 г. Задержки в массовом появлении этого клеща из-за весенних холодов 1935 г. не наблюдалось. Не наблюдалось также весной 1935 г. и снижения количества нападающих на животных (и ловящихся в природе) взрослых D. marginatus; между тем такое снижение для I. ricinus при тех же условиях имело место.

2. Количество взрослых D. marginatus на домашних животных бывает очень велико лишь с весны; в мае кривая встречаемости резко идет на убыль и достигает в первой половине июня абсолютного нуля. Падение заклещевения животных взрослыми клещами наблюдается не только на пастбищах, но и на участках, где не было домашнего скота (во всей природе вообще). В течение всего лета взрослые D. marginatus нигде в природе и на животных не встречались.

3. Обследование диких животных показывает, что они (в противоположность домашним хозяевам) совершенно не играют роли в прокормлении взрослых D. marginatus.

4. Это обстоятельство вместе с «исчезновением» клеща и на непастбищных участках говорит о том, что повсеместное падение заклещевения домашних животных является прямым или косвенным следствием сезонных изменений самой среды, а не исчерпаемости.

5. Последнее подтверждается различным ходом сезонных кривых в разные по характеру годы. В зависимости от раннего или позднего наступления летней жары количество imagines D. marginatus на животных падает раньше или позже; так, в 1934 г., с теплой весной, резкое падение было приурочено к первой, а в 1935 г., с холодной весной, к третьей декаде мая; и в том и в другом случае оно совпадало с полным распусканием леса.

6. Эта реакция на сезонные изменения среды была выявлена и непосредственными наблюдениями над клещом в разные периоды весенне-летнего сезона, причем была зафиксирована потеря активности взрослыми клещами в период полного распускания леса.

7. Подобного инертного состояния летом у I. ricinus не наблюдается.

Таблица 6. Сравнительная пораженность дикой фауны различными стадиями клещей I. ricinus и D. marginatus по материалам 1934 и 1935 гг.

Название диких животных	Общее количество диких животных, пойманных в продолжение всего сезона, что соответствует периоду, в течение которого наблюдается паразитирование всех стадий клеща I. ricinus	Из них количество диких животных, пойманных в продолжение: раннесеннего и осеннего периодов, в течение которых наблюдается паразитирование взрослых D. marginatus	летнего и частично осеннего периодов, в течение которых наблюдается паразитирование молодых D. marginatus: нимф	личинок	Пораженность диких животных Ixodes ricinus: количество пораженных животных — числитель / проц. пораженности — знаменатель: взрослой стадией	нимфами	личинками	средняя пораженность: ♂♂	♀♀	NN	dd	Пораженность диких животных клещом D marginatus: количество пораженных животных — числитель / проц. пораженности — знаменатель: взрослой стадией	нимфами	личинками	средняя пораженность: ♂♂	♀♀	NN	dd
Ежи	35	22	16	24	25/71,43	31/88,57	26/74,29	1,30	2,90	36,77	8,46	0	3/18,75	3/12,50	0	0	0,81	0,33
Зайцы	20	10	14	15	10/50,00	4/20,00	2/10,00	0,65	2,45	0,85	0,60	0	0	1/0,67	0	0	0	0,13
Белки	5	4	2	2	0	2/—	1/—	0	0	31,00	1,00	0	0	0	0	0	0	0
Волки	1	1	1	1	—	—	—	21,00	23,00	0	0	1/—	—	—	0	1	0	0
Мышеобразные: Apodemus flavicollis, A sylvaticus, A agrarius, Mus musculus, Micromys minutus, Microtus arvalis, Evatomys glareolus, Arvicola amphibius	562	313	373	409	1/0,18	58/10,32	164/29,20	0,002	0	0,20	0,77	0	35/9,38	63/15,40	0	0	0,26	1,13
Землеройки	33	17	21	25	0	0	3/9,10	0	0	0	0,10	0	3/14,30	2/8,00	0	0	0,95	0,20
Кроты	27	15	21	24	0	1/3,70	8/2,96	0	0	0,04	0,74	0	0	1/4,17	0	0	0	0,04
Хорьки	2	2	1	1	0	2/—	0	0	0	2,00	0	0	0	0	0	0	0	0
Ласки	10	2	4	4	0	2/20,00	1/10,00	0	0	0,20	0,20	0	0	0	0	0	0	0
Летучие мыши	17	7	10	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Хомяки	1 (из безлес	ной зоны)	—	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Пресмыкающиеся: гадюки и ужи	29	11	11	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ящерицы	120	101	20 (см. прим. 2)	20	0	38/31,67	20/16,67	0	0	0,86	0,84	0	0	0	0	0	0	0
Птицы, относящиеся к видам, пораженным клещом I. ricinus: тетерева (7), рябчики (1), сорока (4), дрозды (3), коршун (1), неизвестные птицы (1)	16	13	9	10	0	8/50,00	3/18,75	0	0	1,75	0,56	0	0	0	0	0	0	0

Примечание. 1. При высчитывании процента и средней степени пораженности диких животных той или иной стадией клеща принимаются во внимание лишь те животные, которые пойманы в сезон паразитирования данной стадии.

2. В условиях эксперимента неоднократно сажались на ящериц личинки и нимфы D. marginatus; нормального питания ни разу не наблюдалось, имело место лишь кратковременное присасывание (без увеличения в объеме)

Таблица. 7. Сравнительное заклещевение собак и кошек, бегающих по одним и тем же лесным угодьям, клещами D. marginatus и I. ricinus по данным 1935 г.

Когда проводились осмотры		Количество осмотренных животных		% пораженности животных клещами				Максимальное заклещевение				Среднее заклещевение				Примечание
				D. marginatus		I. ricinus		D. marginatus		I. ricinus		D. marginatus		I. ricinus		
собак	кошек	собак	кошек	собак	кошек	собак	кошек	собак	кошек	собак	кошек	собак	кошек	собак	кошек	
12.IV и 7.V	26.IV и 8.V	10	6	100,0	0	60,0	83,33	65/84*	0	2/5	4/10	19,3/23,6	0	0,5/1,5	1,0/3,50	
28 и 31.V	31.V	4	8	100,0	0	66,0	75,00	4/9	0	2/6	8/16	2,0/4,0	0	1,25/3,0	1,25/3,88	С собак клещи собраны на все
4 и 12.VI	8.VI	5	3	40,0	0	80,0	66,70	2/2	0	2/6	0/3	0,6/0,4	0	1,4/3,2	0,0/1,33	
18.VI и 20.VI	20.VI	3	2	33,0	0	100,0	50,00	1/1	0	3/5	2/4	0,33/0,33	0	1,0/3,33	1,0/2,00	
22 и 30.VII	22 и 30.VII	4	4	0	0	100,0	50,00	0/0	0	0/2	1/5	0	0	0/1,5	0,25/1,75	В этот период imagines D-marginatus на животных не попадаются
17, 22 и 25.VIII	20.VIII	3	2	0	0	100,0	100,00	0/1	0	0/5	0/2	0	0	0,33/3,0	0/1,50	
2, 3, 4, 10.IX	29.VIII, 3 и 10.IX	5	8	60,0	0	80,0	50,00	10/9	0	9/39	0/5	4,0/2,4	0	2,4/9,6	0/1,38	
20 и 24.IX и 2.X	27.IX и 4.X	2+1	3	66,7	0	100,0	66,70	5/4	0	4/8	2/6	2,67/2,33	0	3,33/7,0	1,0/2,67	
10, 12, 17 24 и 29.X	12, 15 и 24.X	5	3	100,0	0	100,0	100,00	2/6	0	3/9	3/7	1,4/2,2	0	1,6/4,0	1,33/4,00	

* 1) Числитель — количество самцов; знаменатель — количество самок.

2) В апреле и мае 1936 г. было произведено дополнительное обследование 22 кошек и 14 собак с тем же результатом; собаки были поражены как D. marginatus, так и I. ricinus; на кошках же был находим только I. ricinus и лишь 1 ♂ D. marginatus в свободном состоянии.

8. В связи с этим и встречаемость I. ricinus в летний период в противоположность D. marginatus не достигает нуля и на непастбищных участках сохраняет процентов на 50 свою высоту.

9. Доминирующей причиной некоторого (процентов на 50) падения кривой I. ricinus на участке, изолированном от домашнего скота, может явиться момент, возможность которого у D. marginatus исключена, это — круг диких хозяев взрослых I. ricinus, куда входят зайцы, ежи и др.

10. Клещ D. marginatus в условиях Унечского района Орловской области приурочен к лесным ассоциациям, причем в большем количестве он встречается в стациях умеренно влажных.

11. При наблюдении метаморфоза клещей в различных стациях было установлено удлинение сроков в излишне увлажненных биотопах.

12. Рассматривая разницу в круге хозяев imagines D. marginatus и I. ricinus и учитывая различие в их относительных размерах, высказываем в качестве предположения мысль о том, что в числе причин, определяющих круг хозяев, может играть роль и соотношение в размерах клещей и их хозяев.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алфеев Н. И., Сб. «Вредители с.-х. животных и борьба с ними». Изд. АН СССР, 1935.— 2. Он же, Сб. «Вредители животноводства». Изд. АН СССР, 1935.— 3. Оленев Н. О., «Защита растений», т. 4, № 2, 1927.— 4. Павловский Е. Н., Противоклещевые меры как этап борьбы с пироплазмозом. Новгород, 1927.— 5. Он же, Наставление к собиранию и исследованию клещей Ixodoidea. Изд. АН, 1928.— 6. Он же, Методы учета наружных паразитов и переносчиков возбудителей заразных болезней. Сельхозгиз, 1931.— 7. Померанцев Б. И., Сб. «Вредители животноводства». Изд. АН, 1935.— 8. Попов В. М., Тр. Дальневосточного ин-та эксперим. ветеринарии, 1928.— 9. Nuttall G. H., Parasitology, 1911.— 10. Mac Leod, Parasitology, 1932.— 11. Mac Leod, Parasitology, 1935.— 12. Mglinac, Oswald, Jugosl. vet. Glasnik, 1936.— 13. Thompson C. B., Scot. Nat., 1936.— 14. Walton, North Western Naturalisty, 1928.

COMPARATIVE ECOLOGICAL PECULIARITIES OF TICKS DERMACENTOR MARGINATUS SULZ and IXODES RICINUS L.

By N. S. Alpheev

Summary

Orel

In studying ticks Ix. ricinus and D. marginatus under the conditions of the Orlov District the following facts were revealed. While the number of adult D. marginatus on the domestic cattle reached its greatest height in early spring, soon after the beginning of pasturing, that of adult Ix. ricinus on the cattle was insignificant at this period of the year, augmenting but gradually with the advent of warm weather. That circumstance serves to indicate that under natural conditions D. marginatus is more susceptible to the rise of temperature and to the onset of spring phenomena in nature than Ix. ricinus. After the attainment of their maximum occurrence, the number of Ix. ricinus on the cattle begins to diminish gradually. This fact is due to the feeding of the Ix. ricinus imagines on wild and domestic animals and to their passing from starvation to a well-fed condition, which was ascertained by a series of writers (Pavlovsky, Pomerantsev, Blagovestshensky, Olenev and Alpheev).

Another state of affairs may be observed with regard to D. marginatus.

A high degree of infestation of domestic animals with adult ticks, which remains unaltered during early spring, is seen to decrease abruptly all of a sudden with the advent of the period of the foliation.

of woods, soon after which this tick disappears completely on the animals.

Such a phenomenon cannot be explained by the passing of starved imagines into a well fed condition, for the invasion of ticks comes to an abrupt end not only on pastures, but also on those spots, where the cattle did not penetrate and where there could be no mass feeding of the imagines of D. marginatus, which under the conditions of the Orlov District takes place almost exclusively on domestic animals.

After an active state during early spring, adult D. marginatus fall into a condition of torpor in the period of the foliation of woods.

The metamorphosis of D. marginatus is accelerated in localities with a low degree of moisture where, too, the state of torpor comes earlier and is more pronounced. The duration of life of starved imagines of D. marginatus in nature lasts over two years.

In the conditions of the Orlov District the adult D. marginatus are completely absent on relatively small representatives of the wild faune (mouse-like rodents, hedgehogs, hares). During a mass inspection of dogs and cats it was found that the former were infested with both species of ticks, while on the latter there occurred only Ix. ricinus.

It seems that correlations between the dimensions of parasites and hosts may play a rôle in the determination of the choice of the hosts by ticks.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVIII 1939 г. ВЫП. 1

ТЕПЛОВЫЕ УСЛОВИЯ В НОРАХ ПЕСЧАНЫХ ГРЫЗУНОВ И МЕТОДИКА ИХ ИЗУЧЕНИЯ

Ю. Ралль

Зоологическое отделение Саратовского института микробиологии и эпидемиологии

1. Введение

В экологии животных с норовым образом жизни роль подземных убежищ всегда привлекала внимание исследователей. Уже давно было подмечено, что норы являются своеобразными термостатами, регулирующими относительно постоянные и оптимальные для жизни животных микроклиматические условия. Микроклимат нор входит в круг интересов общей экологии с точки зрения приспособления к неблагоприятным периодам морозной зимы и знойного лета, суточным колебаниям температуры и влажности.

В некоторых местностях многочисленные норы грызунов могут представлять эпизоотологическую опасность, так как они заселены богатой энтомофауной, в частности блохами с их установленной ролью в переносе и хранении чумной инфекции Понятно, что в жизни блох и других членистоногих обитателей нор в процессе их метаморфоза и выживания имеют огромное значение гидро-температурные условия.

Наконец те же условия представляют существенный интерес для газовой борьбы с грызунами, определяя целесообразность применения тех или иных химических веществ в различные сезоны года.

Разностороннее значение микроклимата нор подчеркивалось во многих работах (Д. Кашкаров и Е. Коровин, И. Стрельников, Н. Калабухов, П. Свириденко, Ю. Ралль, Ю. Казанцева и Б. Фенюк, Я. Власов и др.).

Мои наблюдения над микроклиматом нор песчаных грызунов (на примере нор полуденной песчанки, Pallasiomys meridianus Pall.) протекали в уроч. Сасык-Тау, в центральной части Волжско-Уральских песков. В организации работы мне помогал М. П. Демяшев. Основным наблюдателем в периоды моего отсутствия был М. С. Зиновьев. Весь период непрерывных наблюдений охватил полный годичный цикл с 1 апреля 1937 г. по 1 апреля 1938 г.

2. Методика

С весны 1937 г. я разработал и применил методику искусственных многоколенчатых нор, либо проделанных в песке гладкой палкой в несколько приемов (с вспомогательными ямами в точках поворотов), либо сооруженных полностью из проволочного (сетчатого), покрытого парафином, каркаса, обмотанного марлей. Температура гнездовых камер измерялась через вертикальные стеклянные трубки почвенными ртутными термометрами три раза в сутки и один раз в месяц круглосуточно через каждые три часа. Для сравнения измерялась температура почвы (песка) на тех же глубинах. Под наблюдением находились две норы летнего типа (без каркаса — № 1 и из каркаса — № 2) с гнездовыми камерами на глубине 60 см и одна зимовочная (№ 3) из каркаса

с камерой на глубине 285 см. Норы, сделанные из каркаса, временами заселялись песчанками. Входы всех нор были закрыты сетчатыми колпачками и снабжены раструбами и фанерными щитками для защиты от засыпания песком (рис. 1). Кроме того, входы часто осматривались, чистились, и норы периодически продувались через трубки для проверки их проходимости и целости ходов.

Рис. 1. Вход в искусственную нору № 2

Норы № 1 и 2 были заложены 2 апреля 1937 г. В этот период песок был равномерно увлажнен по всей толще и при своей мелкозернистости представлял довольно плотный грунт. Гладкой заостренной палкой от палатки путем медленного вращения и забивания был проделан наклонный ход на участке *AB* норы № 1 (рис. 2). Затем пришлось вы-

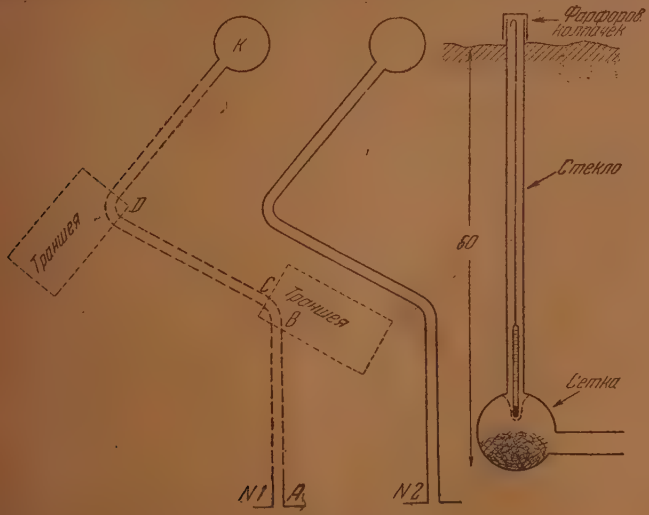

Рис. 2. Схема устройства нор № 1 и 2 (в плане). Справа — камера с выходной трубкой в разрезе

копать траншею (указана пунктиром), чтобы продолжить тем же способом участок *CD*. Гнездовая камера *K*, сделанная из сетки в форме шара с предварительно вложенным гнездом, была помещена на дне отдельно приготовленной ямы. Все три колена норы соединялись короткими сетчатыми трубками, кроме того устье норы было укреплено жестяной трубкой. Таким образом нора № 1 была составлена из «естественных» ходов и небольших перемычек.

Устройство норы № 2 было проще. Заранее приготовленный каркас норы с шаровидной камерой и гнездом был уложен на дне траншеи, тщательно засыпан и утрамбован. Обе норы имели одинаковые разме-

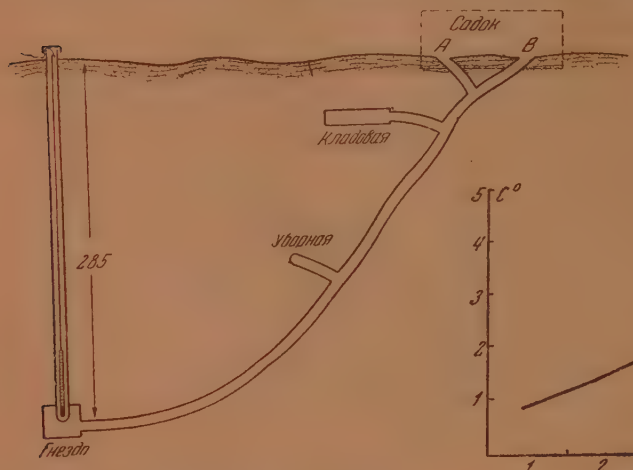

Рис. 3. Зимняя нора № 3 в разрезе (схема)

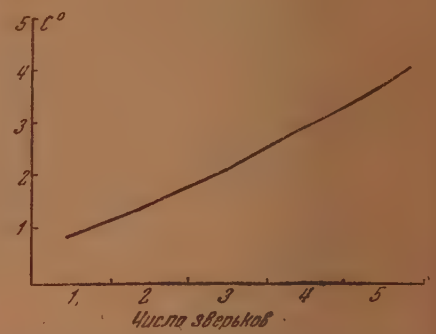

Рис. 4. Повышение температуры в камере норы № 2 в зависимости от числа зверьков (12—16 апреля, при начальной температуре 5,6°)

ры: длина 160 см, диаметр камеры 15 см, глубина залегания 60 см. Отдельный рисунок показывает детали скрепления термометрической трубки с камерой. Баллон термометра находился примерно на одной трети от верха камеры, т. е. на глубине около 50 см. Выходящие на поверхность концы термометрических трубок были плотно закрыты фарфоровыми колпачками. В каждой трубке находился свой термометр. Предварительно все термометры были сверены.

Зимовочная нора была заложена 6 июля 1937 г., но после ряда неудач и затруднений ее конструкция была изменена 15 сентября 1937 г. Чертеж этой норы приведен на рис. 3. Примененная вначале стеклянная трубка была раздавлена смещениями песчаных слоев. В сентябре она была заменена прочной деревянной (долбленой) трубкой, просмоленной и покрытой предохранительными кольцами. Камера норы № 3 имела форму куба с ребром 25 см, в ней находилось большое гнездо, взятое из природы. Общая длина основного хода норы равнялась 450 см. В нору вели два входа *A* и *B*, кроме того, имелись отнорки — уборная и продолговатая камера-кладовая на глубине 45 см. Кладовую можно было периодически откапывать и следить за ее состоянием. Для повышения тепловой инерции термометра зимовочной норы (так как в моменты осмотра он должен был проделывать путь около 3 м) на его баллон был напаян жестяный цилиндрик с дробью. Над норой для вытягивания термометра находилась мачта с оттяжками и блоком.

К этому описанию остается добавить, что в периоды нахождения зверьков в норах № 2 и 3 к их входам приставлялись просторные сетчатые клетки, соединенные с норами короткими трубками. В эти клетки песчанки получали свободный доступ и ими охотно пользовались.

3. Проверка методики

С первых же дней работы с норами № 1 и 2 выяснилось, что наличие в норе № 2 металлической сетки (каркаса) практически не вносит нарушений в тепловой режим этой норы. В течение дальнейших четырех месяцев (апрель — июль) разница температур в камерах обеих нор составляла в среднем от 0,1 до 0,7° за сутки в сторону повышения в норе с каркасом. Учитывая, что все измерения по шкале ртутных термометров вообще содержали ошибки до 0,5°, эту разницу следует считать несущественной. Поэтому с половины июля 1937 г. под опытом была оставлена лишь одна нора № 2 (с каркасом).

Одновременно было установлено, что разница температур в камере норы № 2 (без животных) и в песке на той же глубине в течение года (с апреля по март) колебалась в среднем от 0,3 до 1,1°. С апреля по сентябрь температура норы № 2 была выше, чем температура почвы (от 0,5 до 1,1°), с октября по март соотношения стали обратными (от 0,3 до 0,7°). Причина этих различий уже не может быть объяснена одним лишь влиянием каркаса. В наиболее жаркий период года внутренние части норы прогреваются быстрее и больше, чем закрытые слои песка, в холодный период напротив происходит более легкая отдача тепла из норы наружу.

В табл. 1 приведены соответственные среднемесячные данные.

Таблица 1. Средние и максимальные разности температур в норе № 2 и в почве на глубине 60 см

Месяцы	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III
Средняя разность . .	—	0,5	0,6	1,1	0,8	0,5	—0,6	—0,7	—0,3	—0,4	—0,5	—0,3
Максим. разность .	—	0,6	1,3	2,6	1,3	1,3	—2,0	—1,4	—0,9	—1,8	—1,0	—1,1

Наибольшее расхождение температур норы и почвы наблюдалось в июле (до 2,6°). Эти данные свидетельствуют о том, что в ходах норы тепловой обмен крайне затруднен, несмотря на открытое устье, наличие каркаса и резкие ветры на поверхности. Следует к тому же заметить, что в течение года наблюдений за норой свыше тысячи раз вынимался термометр для осмотра, действуя как поршень насоса, увлекая за собой воздух и создавая сквозную вентиляцию в ходах.

Что касается подопытной норы № 3, то при ее глубине (285 см) температурные различия с соответствующими слоями вообще не могли быть уловлены.

Остается заключить, что в условиях песчаного грунта доказана возможность изучать тепловые условия нор грызунов (без зверьков) простыми наблюдениями за температурой самого грунта с точностью до 1° любого сезона года.

4. Тепловые условия в норах песчанок

Были проведены наблюдения над температурой гнезд, обитаемых песчанками. Серия соответственных опытов была произведена в апреле — мае, декабре и феврале.

1. В апреле нора № 2 заселялась последовательно возраставшим числом зверьков. 12 апреля была пущена первая песчанка, причем в момент впуска температура в норах № 1 (служившей контрольной) и 2 была одинаковая — 5,6°. Уже через 30 секунд t_2[1] стала равной 6,0°, через 10 минут — 6,3°, в течение суток t_2 колебалась между 6,0° и 6,7°, при колебаниях t_1 от 5,6 до 5,7°. Через каждые сутки до 16 апреля в нору подсаживалось по одной песчанке (до 5 зверьков). 17—18 апреля зверьки были выловлены с помощью давилки. Этот опыт показал, что прибавление каждой живой песчанки пропорционально увеличивает температуру камеры примерно на 0,7—0,8°.

2. 19 апреля в нору № 2 была впущена только что оценившаяся самка с четырьмя новорожденными. В момент впуска $t_1 = t_2 = 7,8°$. После этого t_2 начала заметно повышаться. Благодаря хорошим акустическим свойствам термометрической трубки можно было (удалив термометр и приложив ухо к трубке) ясно слышать каждый шорох детенышей, сосание ими матери и писк. До 26 апреля $t_2 - t_1$ достигла 3,6°, отражая успешный рост молодняка, не покидающего гнездовой камеры, но затем эта разница резко уменьшилась до 2,3° (гибель 1—2 зверьков) и, продержавшись на этом уровне до 2 мая, дала новое падение. До 12 мая $t_2 - t_1$ составляла около 2°. 13 мая из норы была выловлена самка с единственным детенышем (причины гибели остальных остались неизвестными, трупы их были полностью съедены, как установила раскопка норы). Сейчас же после удаления песчанок разница $t_2 - t_1$ стала обычной (0,2° — 0,3° при уровне тепла около 16,5°). Следовательно, и в этом опыте зависимость температуры от числа животных была достаточно выявлена. Аналогичные отдельные наблюдения имели место в июне и июле и позволили притти к выводу, что в весенне-летнем сезоне в неглубоких норах песчанок присутствие одного зверька повышает температуру гнездовой камеры не более чем на 1°.

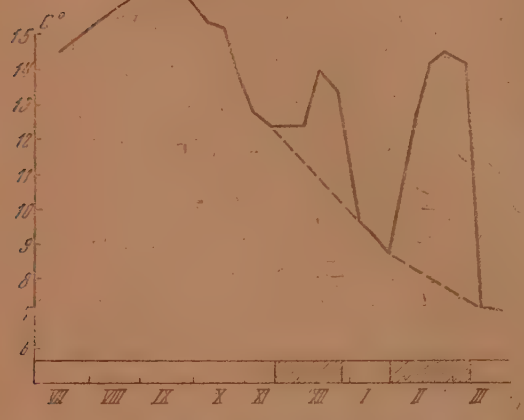

Рис. 5. Сезонные колебания температуры в камере норы № 3 (на глубине 285 см). Зачерчены периоды пребывания в норе пяти зверьков. Пунктир — вероятный ход температуры пустой камеры

3. Опыты по заселению зверьками зимней глубокой норы производились преимущественно в зимний период, но один из них был поставлен 13 июля 1937 г. К этому моменту t_3 была равна 13,8°—14,0° (на глубине около 3 м). В нору были впущены две песчанки возраста subadultus (♂ и ♀). Дальнейшие измерения t_3 показали неизменную величину, так как зверьки, видимо, избегали посещать глубокую холодную камеру. Для проверки этого 15 и 23 июля разрывалась кладовая камера, причем оказалось, что зверьки действительно обосновались в этой верхней части норы (на глубине 45 см), сделав здесь небольшое

[1] В некоторых случаях для краткости позволяю себе употреблять значок t с номером соответственной норы.

гнездо из шелухи зерен и остатков иного корма. По данным норы № 2 в конце июля температура на глубине кладовой равнялась 25°. Это наблюдение указывает на то, что летом песчанки избегают слоев с температурой ниже 20°—25° и потому их летние норы не превышают глубины 50—60 см.

4. Зимняя жизнь полуденных песчанок протекает в норах с глубиной гнездовых камер в среднем около 2,5 м. В каждой такой норе зимует несколько зверьков (5—15 экз.). На рис. 5 приведены результаты зимних наблюдений над норой № 3. В периоды присутствия песчанок в норе № 3 я, к сожалению, не мог вести контрольных измерений температуры, но, однако, нетрудно восстановить общую картину теплового

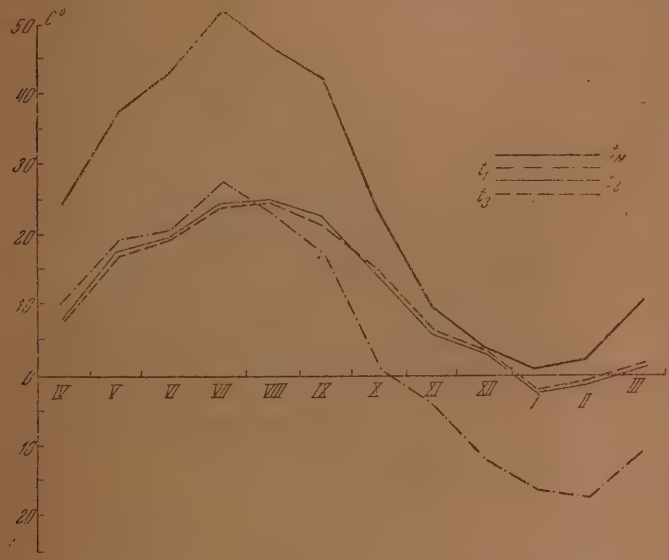

Рис. 6. Годовой ход температуры: t_2 — температура норы № 2 (без зверьков), t_3 — почвы на глубине 60 см t_1 — воздуха в 15 см от поверхности, t_m — средние максимумы температуры поверхности песка. (Все данные вычислены из трех ежедневных наблюдений)

режима от сентября к марту. В конце ноября была вселена первая группа из пяти песчанок, после чего закономерное снижение температуры в норе (по предыдущему периоду) прекратилось. К концу декабря имелось даже повышение. 26—28 декабря песчанки были выловлены и t_3 резко упала с 13,4 до 9,6°, продолжая постепенно понижаться до 8,7°. Первого февраля была вселена вторая группа также из пяти песчанок, что вызвало вторичное повышение температуры до 12,5° и даже до 14,4°. 15 марта вторая группа зверьков была также ликвидирована, и температура камеры упала до 7,5°. К концу наблюдений (25 и 31 марта) температура пустой зимней камеры достигла 7,1°. Из этих опытов выявилось, что наличие пяти песчанок в камере глубокой зимней норы повышает ее температуру в декабре на 2°—3°, в марте на 5°—6°.

С помощью всех этих данных и на основании общих сведений по экологии полуденных песчанок можно дать краткую характеристику общих тепловых условий в их норах. На рис. 6 приведен график сезонных изменений температуры воздуха в 15 см от поверхности песка, почвы и гнездовой камеры норы № 2. Сезонные фазы жизни песчанок находятся в соответствии с основными температурными периодами.

В марте—апреле песчанки сменяют колониальный образ жизни на одиночный, начинают усиленно посещать неглубокие норы и в них задерживаются. В этот период температура весенних нор (50—60 см глубиною) еще низка (5°—7°), поэтому расселение идет недружно, и мы имели ряд апрельских находок по нескольку песчанок в относительно глубоких норах (свыше 100 см).

С мая температура летних нор значительно повышается и держится до сентября на уровне около 20° (16°—24°). Песчанки избегают глубин с более низкой температурой (которая составляет в зимних норах в мае—сентябре 12°—15°). В октябре наблюдается период температурного равновесия между условиями мелких и глубоких нор, и уже к концу этого месяца нижние слои песка оказываются теплее верхних на 5°—6°. В поисках тепла песчанки проводят октябрь—ноябрь в деятельной подготовке зимних убежищ. В декабре основная масса песчанок оказывается расселенной группами по поселкам — отдельным городкам нор и проводит зиму до марта — апреля при общей температуре камер около 12°—15°, пока потепление верхних слоев не стимулирует вновь перехода зверьков к летней индивидуальной жизни.

Таблица 2. Амплитуда годового колебания средних месячных температур

	Нора № 2 глубина 60 см	Почва глубина 60 см	Поверхность почвы (средн. t°)	Поверхность почвы (средн. max. t°)	Воздух в 15 см над почвой	Нора № 3 глубина 285 см
Пределы колебаний . .	—2,3+24,6	—1,8+23,5	—3,0+30,0	0,2+51,9	—17,1+27,3	7,1+16,7
Амплитуда .	26,9	25,3	33,0	51,7	44,4	9,6

Наша методика характеризует лишь среднее тепловое состояние верхней части камеры норы. Находящиеся в гнезде зверьки тесно прижаты друг к другу (о чем можно судить по их повадкам в садках) и согревают подстилку и прилегающие к ним слои воздуха не менее чем до 20° (при 15° во всем пространстве зимней камеры). Периодическое покидание гнезда несколькими или всеми зверками (уходящими на кормежку) создает и периодические температурные колебания в жизни остающихся в гнезде эктопаразитов. Можно указать вероятные пределы этих колебаний. В зимне-весенний период они составляют 10°—12° (от 18°—20° до 7°—8°).

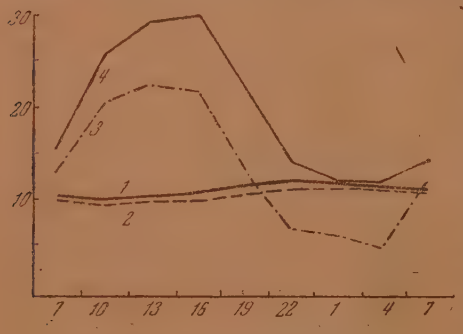

Рис. 7. Суточный ход температуры в апреле: 1 — температура норы № 2, 2 — почвы, 3 — воздуха, 4 — макс. температура поверхности песка

В табл. 2 приведены дополнительные данные по амплитуде сезонных колебаний температуры летних и зимних нор, поверхности песка и воздуха.

Представляет интерес также роль норы как убежища при суточных изменениях температуры. Рис. 7—9 показывают стабильность суточного теплового режима норы и не требуют пояснений.

Что же касается условий влажности в норах песчанок, то приходится ограничиться указанием, что данные пески весьма увлажнены уже на глубине 25 см. Многие колодцы имеют глубину всего лишь 1,5—2 м. Однако, распределение влаги и основных водоносных горизонтов следует изменчивому рельефу бугристых песков и прихотливому распределению глинистых прослоек, что, повидимому, и вынуждает пес-

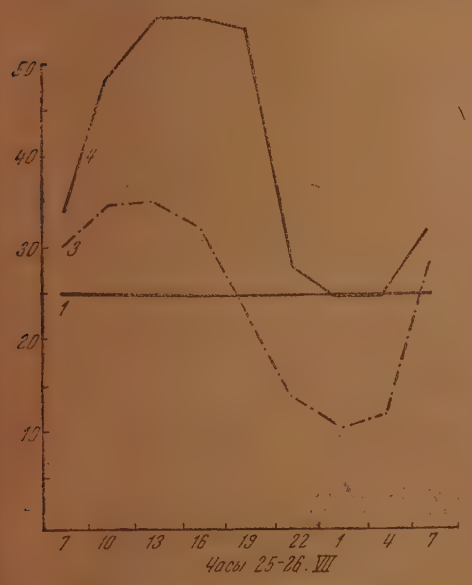

Рис. 8. Суточный ход температуры в июле (обозначения те же, что на рис. 7)

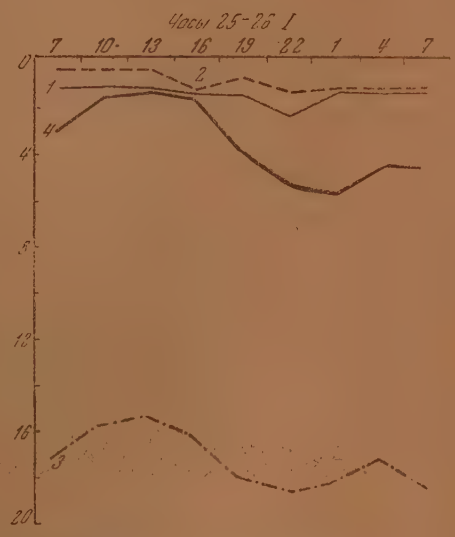

Рис. 9. Суточный ход температуры в январе (обозначения те же, что на рис. 7 и 8)

чанок к долгим поискам подходящих пунктов для осеннего сооружения нор, предназначенных к зимовке. В этот период зверьки перекапывают пески повсюду и часто бросают начатые рытьем норы, попав в водоносные слои. Гнезда, извлеченные из зимних нор весною, большей частью явно (на ощупь) увлажнены, а временами и заплесневелы.

Не будет ошибкой считать, что во все сезоны года в норах песчанок существует относительно повышенная влажность по сравнению с норами грызунов, вырытыми в глинистых твердых грунтах.

5. Выводы

1. На основании годичного опыта работы с искусственными норами можно считать, что в условиях песчаных формаций для общей характеристики тепловых условий нор с точностью до 1° достаточно иметь дело с соответственными слоями грунта, не прибегая к более сложным методам непосредственных наблюдений за норами.

2. Метод искусственных нор помогает проводить наблюдения над образом жизни грызунов, суточным распорядком их деятельности, сроками подрастания молодняка и другими вопросами экологии норовых животных.

3. В сезонной жизнедеятельности песчанок имеется явная зависимость от теплового режима слоев песка, где находятся их летние и зимние норы. Оптимальными условиями норовой жизни песчанок являются температурные пределы от 15 до 25°, и путем углубления своих нор

или напротив перехода в более поверхностные слои, изменением самих форм колониального или одиночного существования песчанки стремятся сохранить этот тепловой уровень в течение всего года.

ЛИТЕРАТУРА

1. Власов Я., Тр. сов. по изуч. произв. сил, сер. Туркмен., в. 9, 1937. — 2. Кашкаров Д. и Коровин Ю., Жизнь пустыни. Биомедгиз, 1935. — 3. Калабухов Н., Спячка животных, Биомедгиз, 1936. — 4. Казанцева Ю. и Фенюк Б., Уч. зап. СГУ, т. 1 (XIV), сер. биол., 1937. — 5. Раллъ Ю. Вестн. микроб. эпидем. и паразит., XI, в. 1, 1932. — 6. Стрельников И., Сб. ВИЗР, № 7 (и др. статьи) 1933. — 7. Свириденко П., Тр. по защ. раст., IV сер., в. 3, 1934.

THERMAL CONDITIONS IN THE BURROWS OF RODENTS LIVING ON SANDY SOILS AND THE METHOD OF THEIR INVESTIGATION

By G. Rall

Zoological section of the State Institute of Microdiology and Epidemiology of Saratov

In the present paper I give a description of an annual investigation of the temperature conditions in the nest camerae of the burrows of rodents living on sandy soils. The investigation was carried out mostly on artificial burrows of gerbils — Pallasiomys meridianus Pall. during the period from April 1, 1937, till April, 1, 1938, in a central part of the sandy semi-desert situated between the lower parts of the Volga and the Ural rivers. Three artificial burrows were constructed. One of them (No 1) was made in a sandy soil with the aid of a smooth pointed stick and had three windings (separate sections were made by means of auxiliary trenches dug up at turning points). All the three sections were linked together with short netted tubes wrapped up with gauze. The artificial camera was shaped into a ball made of a wire-netting, with a nest of gerbils enclosed in it. The temperature of the camera was measured with a mercurial soil-thermometer through a vertical glass tube leading into the camera.

The burrow No 2 was made entirely of a netted carcass wrapped up with cloth and dug into the soil. The architecture of both burrows was identical: the burrow 165 cm long, the nest 60 cm. deep (see Fig. 2).

The burrow No 3 represented a natural hibernal dwelling of gerbils, with a nest 285 cm. deep, and was entirely made of carcass (Fig. 3).

The burrows No 2 and 3 were colonized periodically with different number of gerbils, to study the influence of the animals on the temperature of the burrow.

In consequence of all observations it was established:

1. The presence of a netted carcass in an artificial burrow does not show and deviations from the natural temperature larger than 1°, all the year round.

2. In any season of the year, the temperature of the burrows, even in artificial conditions, does not differ from that of a corresponding layer of sand more than by 1°.

3. The presence of one animal in the nest camera of a summer burrow (at a depth of 60 cm.) provokes a rise of the temperature in the camera equal to 0,7°—0,8°.

4. When 5 animals are dwelling in a deep winter burrow in December — February, the temperature of the same rises by 2°–6°.

5. The limits of the preferred temperature for the gerbils lie between 15° and 25°. This temperature is attained either by constructing burrows at a different depth or by modifying one density of population from a colonial life (5 –15 individuals during winter) to solitary one (in warm seasons).

6. In shallow empty burrows of gerbils (about 60 cm. deep) the temperature fluctuates from —2,3° (in January) to 24,6 (in July). In deep winter burrows (about 3 m.) the temperature varies from 7,1° (in March) to 16,7° (in September).

The basic result of my investigation is that in sandy deserts it is possible to replace a study of the temperature of burrows by observations of the temperature of corresponding layers of soil, with an error not exceeding one degree C°.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVIII 1939 г. ВЫП. 1

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК ЕЛЬНИКОВ НАРЫН-ТАУ И ВОЗМОЖНОСТЬ АККЛИМАТИЗАЦИИ БЕЛКИ В ЭТИХ ЛЕСАХ

С. В. Кириков

Одной из задач по реконструкции охотничьего хозяйства нашей страны является акклиматизация зарубежных промысловых зверей (Ondatra zibethica L., Lutreola vison и др.) и расширение ареала промысловых животных Союза в силу различных, главным образом исторических, причин, отсутствующих в ряде местностей, где по современным условиям они могут существовать. К числу таких видов надо отнести, например, сурков (Marmota), отсутствующих на Кавказе, уссурийского енота, распространенного в нашей стране по Уссурийскому краю, и белку, отсутствующую в лесах Кавказа и Средней Азии. Площади указанных лесов обширны, и в случае удачи акклиматизации там белки это имело бы не только научный, но и большой промысловый интерес. В этом отношении горные ельники Тянь-Шаня заслуживают большого внимания.

Еще в 1886 г. одним из исследователей фауны Туркестана — Вилькинсом — было обращено внимание на некоторые особенности животного мира Центрального и Восточного Тянь-Шаня. Наиболее характерной из них, по мнению Вилькинса, является присутствие некоторых животных (например, Nucifraga caryocatactes, Picoides tridactylus, Cervus canadensis и др.), свойственных таежным лесам.

На этом основании Вилькинс предлагал выделить Восточный Тянь-Шань из Туркестана, поскольку его фауна составляет как бы «продолжение фауны Сибирской тайги». Однако в фауне тяньшаньских еловых лесов нет целого ряда чрезвычайно характерных представителей тайги, в том числе нет и белки. Поэтому для решения вопроса об акклиматизации этого зверька на Тянь-Шане было необходимо произвести изучение тяньшаньских ельников как местообитаний и обратить особое внимание на экологические особенности тех зверей и птиц, которые могли бы явиться врагами или кормовыми конкурентами белки, как, например, ореховка (Nucifraga caryocatactes rotshildi Hart.).

Так как условия произрастания в тянь-шаньских ельниках очень сложны и сильно отличаются по районам [1], то экологическое изучение этих лесов и их животного мира (млекопитающих и птиц) предполагалось провести в двух естественных районах — Иссык-Кульском и Нарынском.

Поскольку о Нарынском районе еловых лесов имелось наибольшее количество данных в работах Северцова (1873), Шнитникова (1925, 1932), Дзенс-Литовской (1933), Коровина (1934), Наумова (1934, in litt.) и

[1] Дзенс-Литовская (1933) намечала следующие естественные районы распространения еловых лесов в Средней Азии: Тарбагатайский, Джунгарский (59 916 га), Иссык-Кульский (360 478 га), Нарынский (61 817 га), Таласско-Чаткальский (16 347 га) и Ферганo-Ошский (12 729 га).

он является вторым по величине, уступая только Иссык-Кульскому, обследование решено было начать с него.

Полевые исследования были проведены по маршруту: г. Нарын — кордон Каинды — урочище Ой-Шильбэ — урочище Куганды — урочище Кара Таш — урочище Каинды — урочище Тое Джейляу — г. Нарын. Как видно из маршрута, исследования захватили Нарынскую лесную дачу,— самую большую по площади и самую хорошую по состоянию из всех лесных дач Нарынского района.

Временем полевой работы были выбраны август и сентябрь как наиболее интересный и важный сезон созревания основных кормов белки

1. ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ И ГЕОБОТАНИЧЕСКИЙ ОБЛИК РАЙОНА

Одной из причин неравномерного распределения ельников на Тянь-Шане, по мнению Северцова (1873), является неравномерное выпадение снега. «Пояс ели есть пояс зимних снеговых туч», подчеркивается этим автором, замечавшим, что на одной и той же высоте в еловых лесах Тянь-Шаня выпадает больше снега, чем на соседних безлесных. Если это утверждение еще требует подтверждения со стороны длительных метеорологических наблюдений, то вполне бесспорен факт накапливания снега в ельниках во время частых на Тянь-Шане буранов.

Кроме этого, очень важно указание, встреченное в лесоустроительном отчете, что хребты, не имеющие вечных снегов, лишены древесной растительности. Помимо количества выпадающих летом и зимой осадков и присутствия вечных снегов, большое значение имеет инсоляция и топографические условия произрастания.

Еловый лес на Тянь-Шане никогда не бывает расположен в непосредственной близости равнины, а прячется в горных ущельях. На междуречье Нарын-Ат Баш еловый лес начинается там, где кончается Тарагайский (Верхне-Нарынский) сырт — безлесный, как все тянь-шаньские сырты, и р. Нарын из широкой и открытой сыртовой долины входит в глубокое и узкое порожистое ущелье — капчегай. Отсюда-то, от устья р. Улана, и начинается еловый лес по Нарын-тау. Как и всюду, в Центральном Тянь-Шане он растет по северному склону хребта и лишь крайне редко, маленькими куртинами, встречается на южном, где прячется в самых глубоких и узких ущельях. Но и северный склон покрыт лесом не сплошь: и по вертикальному, и по горизонтальному (с запада на восток) направлению хребет Нарын-тау на большом протяжении безлесен.

Начинаясь у восточного предела (являющегося вместе с тем и верхним) узкой полоской (около 200 футов по Северцову, 1873), еловый лес с углублением ущелья[1] постепенно расширяется, но всюду в капчегае ельники являются по существу нижней вертикальной зоной, упираясь или прямо в реку, или в очень узкую (от 10 до 200 м) лугово-степную пойму Нарына. По выходе из капчегая долина Нарына быстро расширяется до нескольких километров, падение же реки в порожистом капчегае так сильно, что ельники отступают все дальше и дальше от долины реки, поднимаются все выше и выше над ней, и уже около Нарына еловые рощи растут выше 300 м над долиной реки.

По выходе из капчегая нижняя опушка леса упирается в сухие полынные и чиевые степи, и только отдельные деревья заходят в степную зону по ущелеобразным долинам притоков Нарына. Верхняя же опушка ельников граничит на более пологих и влажных склонах с альпийским буйнотравьем, а на более крутых и сухих — с арчевыми зарослями, перемежающимися с сухой типчаковой степью.

В пределах своего вертикального распространения лесная полоса отнюдь не сплошная. Больше того, сплошные массивы площадью больше 100 га очень редки и известны наперечет: Бургансу, Тое-Джайляу, Каинды, Куганды, Ой-Шильбэ. Большинство же еловых рощ гораздо меньше по площади и часто занимает несколько гектаров или даже доли его. Многочисленные «щели» разбивают поверхность северного склона на ряд чередующихся склонов второго порядка, т. е. западные и восточные. Это имеет большое значение для распространения ели, так как она образует довольно густой и темный лес лишь на внутренних бортах узких и глубоких ущелий, а на более широких и открытых склонах занимает преимущественно восточную сторону, оставляя западную пустынной степи. Кроме того, внутри еловых рощ очень часто встречаются поляны, заросшие в нижней части зоны главным образом Hedysarum sp., а на крутых склонах и гребнях — спиреями (Spiraea laevigata), кизильником (Cotoneaster multiflora), а в верхней части буйным разнотравьем из щавеля (Rumex sp.), дедовника (Cirsium heterophyllum), порезника горного (Libanotis montana) и др. Форма горных еловых рощ часто, особенно на крутых склонах, напоминает треугольник, обращенный основанием к пойме Нарына, а вершиной — к хребту.

---

[1] Нарынский капчегай тянется от р. Улана до р. Ирэсу.

Вообще, чем ближе к верхней границе ели, тем хуже рост и вид как отдельных деревьев, так и целых насаждений и тем меньше количество деревьев на единице площади. Если нижние части склонов Нарынского хребта заняты ельниками III и IV бонитета, то вверху встречается почти исключительно V и Va бонитет. На пути от нижней до верхней границы меняются, конечно, не только полнота и бонитет леса, но и тип его.

В нарынских ельниках, подобно тому что известно о тянь-шаньских ельниках из работ Дзенс-Литовской (1933) и Родина (1934), можно выделить две основных группы — травяные и моховые. Лучше всего мне известны ельники Нарынского каичегая в урочищах Байбиче, Ой-Шильбэ и Куганды, располагающиеся на высоте примерно от 2 300 до 3 000 м. В травяном покрове нижней и средней части еловой зоны здесь господствует Hedysarum sp., образующее основной фон и внутри леса являющееся одним из главных кормовых растений косули (Capreolus capreolus). О степени господства этого растения можно судить по массе его на 1 м², составляющей (среднее на 10 площадок) в воздушно-сухом состоянии около 30 г.

Характерной особенностью нарынских ельников является исключительная чистота состава древесных пород: кроме основной породы — ели (Picea schrenkiana), в этих лесах встречается лишь в качестве деревьев второй величины ива (Salix? nigricans mentifolia) и рябина (Sorbus tianschanica); тянь-шаньская ель, как и обыкновенная (Picea excelsa), плохо возобновляется на открытых местах. Во многих местах Нарынской дачи темнозеленые ельники прерываются более светлыми, пятнами: это засели ивняки, особенно густо и большими площадями расположенные на месте бывших горельников.

Возобновление тянь-шаньской ели характеризуется как слабое, но там, где выросли ивняки, мной везде были найдены всходы и молодняк ели в большом количестве и в прекрасном состоянии. В лесах из обыкновенной ели (Picea excelsa) смена пород в сторону восстановления ели и вытеснения осины и березы идет медленно, и редко в каком, даже старом лесу нельзя не встретить значительной примеси осины и березы. Но иву тянь-шаньская ель, как только подрастает, губит быстро и начисто, и в густом лесу, где деревья толщиной 13—18 см, а высотой 10—12 м, всюду видны упавшие или еще стоящие, но засохшие ивы; живой не найти ни одной. Подобная смена пород наблюдается лишь в нижней части зоны, так как вверх древесная ива (Salix? nigricans mentifolia) не поднимается, хотя там тоже есть заросли ив, но других — кустарниковых.

Семяношение тянь-шаньской ели. Если в общем распределении ели ясно замечается симметрическое распределение ее по склонам южной и северной экспозиции, вызываемое в первую очередь инсоляцией, то и на отдельных деревьях можно также заметить асимметрию. У нижней опушки эта асимметрия заметна лишь на семяношении: шишек больше на южной стороне кроны, чем на северной.

Чем выше к верхней границе, тем все резче замечается асимметрия самой кроны, но обратного порядка по сравнению с распределением леса: на северной стороне дерева крона становится все более редкой, а у самого верха совсем однобокой, и не только шишки, но и ветви растут только на южной стороне. Получается флюгерная ель. Семяношение ели у верхней границы заметно хуже, чем у нижней, и обобщение: «изреживание насаждений ведет к усилению урожайности их вследствие разрастания крон» (Формозов, 1934), правильное для равнинных ельников, нельзя переносить на горные. На горах, по мере движения к верхней границе, все больше изреживается лес, и вместе с этим изреживаются кроны елей и становятся однобокими, и падает урожайность деревьев. Семяношение тянь-шаньской ели (Picea schrenkiana) почти совсем не изучено. Еще Северцов (1873) высказал предположение, что урожай семян на тянь-шаньской ели бывает в редкий год.

Ельники по Нарын-тау были посещены два года подряд: в 1934 г. С. П. Наумовым и в 1935 г. мною, и урожай семян ели расценивался и Наумовым (1934, in litt.), и мною как плохой. Летом 1934 г. (Наумов, 1934) максимальное количество шишек на одном дереве не превышало 28, а в среднем на плодоносившее дерево приходилось не более 10—15 шишек. В ельниках Ат-Баш-тау, по указанию Наумова (1934), урожай шишек был несколько лучшим.

Учет урожая, производившийся мной в ельниках Нарын-тау путем подсчета шишек на шеренге елей, расположенных по одну сторону от линии намеченного маршрута, дал следующие цифры.

1. Участок с наибольшим урожаем по сравнению с урожаем всех посещенных мной ельников (между Байбиче и Джиргалбаем, 19. VIII. 1935 г.; нижняя опушка). Длина хода — 350 м; количество елей 110; диаметр деревьев от 9 до 33 см. Деревьев без шишек 36; со старыми (прошлых лет) шишками (130 штук) 31, с новыми — 43; количество новых шишек 1614. Кроме того, под этими же елями в трех местах валялось 455 сброшенных и расклеванных ореховкой шишек.

2. Участок со средним для данного года урожаем. Длина хода 350 м. Количество елей 135. Диаметр (на высоте груди) от 11 до 20 см. Деревьев без шишек 51, со старыми шишками 72, с новыми — 12. Количество новых шишек 216.

3. Участок с плохим для данного года урожаем. Длина хода 700 м. Количество елей 283. Диаметр от 9 до 22 см и одна ель 31 см. Деревьев без шишек 255, со ста-

рыми шишками 22, с новыми 1 (толстая ель в 31 см). Количество новых шишек 70.

В 1935 г. в ельниках Нарын-тау участки леса с урожаем, аналогичным пробе № 1, были крайне редки, в огромном большинстве случаев преобладали участки, подобные пробе № 2 и 3.

II. ЖИВОТНЫЙ МИР ЕЛЬНИКОВ НАРЫН-ТАУ. ПТИЦЫ И МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Переходя к замечаниям о млекопитающих и птицах, чьими местообитаниями являются нарынские ельники, необходимо сделать некоторые оговорки. Краткий срок наблюдений не позволяет установить детальных различий в распределении млекопитающих и птиц по типам ельников. Для этого необходимы более продолжительные наблюдения. В список млекопитающих и птиц горного елового леса включены и те из них, которые, обитая внутри еловых рощ, строго придерживаются «малых станций». Так, Alticola argentata worthingtoni Miller, многочисленная в ельниках, везде в них связана в своем распределении с «малыми местообитаниями» — россыпями и скалами в лесных ущельях. К млекопитающим и птицам горных ельников я отношу и тех из них, для которых эти леса являются убежищем во время размножения и воспитания потомства, но недостаточны по кормовым условиям. Поэтому косулю (Capreolus capreolus) я включаю в список млекопитающих горных ельников, хотя на кормежку она часто выходит и на альпийские луга и на степи ниже леса. Некоторые замечания приводятся мной и относительно тех животных, которые селятся лишь по опушкам ельников или по рединам, не заходя в глухой лес.

В этой работе я не имею возможности остановиться на биологии и систематических особенностях нарынских млекопитающих и птиц. Характер статьи позволяет лишь составить список птиц и млекопитающих ельников Нарын-тау и сделать краткие замечания о тех из них, которые могли бы явиться конкурентами белки в случае ее переселения в нарынские ельники.

Список птиц и млекопитающих, встреченных в ельниках Нарын-тау

Название животного	Замечания о характере распространения и распределения по местообитаниям
Птицы	
1. Nucifraga caryocatactes rotschildi Hart.	В конце лета и осенью держится там, где есть шишки
2. Mycerobas carnipes Hodgson	В ельниках встречается от верхней до нижней границы
3. Loxia curvirostra tianschanica Laubm.	В конце лета и осенью кочует по ельникам
4. Serinus pusillus Pall.	Обыкновенные и многочисленные птички
5. Certhia familiaris tianschanica Hart.	Обыкновенная птица в еловых лесах
6. Parus atricapillus songarus Sev.	Обыкновенная птица; осенью держится на ягодниках
7. Parus ater rufipectus Sev.	Обыкновенная птица; часто встречалась около «кузниц» ореховки
8. Phylloscopus inornatus Blyth.	В большом количестве населяет ельники Нарын-тау
9. Phoenicurus erythronotus Ev.	В конце лета и осенью редко встречается в густых ельниках; держится по прогалинам и опушкам
10. Phoenicurus coeruleocephalus Vig.	В тех же местах, где и № 9, но держится поодиночке
11. Prunella atrogularis Brandt	Указана Шнитниковым (1934)
12. Troglodytes troglodytes L.	В густых тенистых участках; особенно охотно—около валежника и по берегам горных речек и ручьев

Название животного	Замечание о характере распространения и распределения по местообитаниям
Птицы	
13. Turdus ruficollis atrogalaris Jarocqi	Гнездится (по Северцову, 1872/73)
14. Turdus visciverus L.	В большом количестве на пролете с конца августа
15. Buteo hemilasius Temm. et Schleg.	У полян, где много стадных полевок
16. Surnia ulula tianschanica Smallbones	
17. Picoides tridactylus tianschanicus But.	По гарям и участкам сухостойного леса

Примечание. В тех случаях, когда коллекционный материал отсутствовал или систематические отношения казались неясными, подвидовое название не ставилось или указывалось со знаком вопроса.

Nucifraga caryocatactes rotschildi Hart.

Тянь-шаньская ореховка; по-киргизски — чар-карга. Коллекционный материал — 25 экземпляров, добытых 9.VIII—19.IX.1935 г. В ельниках Нарын-тау Nucifraga caryocatactes rotschildi Hart.[1] не ореховка и не кедровка, а еловка и по занимаемым местообитаниям и по характеру питания. К сожалению, мне ничего неизвестно о распределении чар-карги по тянь-шаньским ельникам в гнездовой период, но в августе и сентябре 1935 г. — тех месяцах, которые я пробыл в ельниках Нарын-тау, чар-карга встречалась лишь в тех лесных участках, где на елках были шишки этого года[2], и тем чаще, чем больше было шишек. Прямая зависимость между плотностью распределения чар-карги и урожаем еловых семян сразу бросилась в глаза, как только я попал в нарынские ельники. На пути из Каинды в урочище Байбиче (1.VIII.1935) встречались участки ельников, где совсем не было шишек, где их было очень мало или где их было сравнительно много. В первых участках чар-карги не было совсем, во вторых кое-где можно было заметить одиночных ореховок и довольно много их было видно только в двух участках — на Байбиче и на перевале Куганды.

В последнем урочище на километре подъема (тропа здесь идет по опушке леса) я насчитал 23 ореховки на полосе шириной на выстрел (50 шагов — 35 м). Первое путевое впечатление было подтверждено учетом шишек и чар-карги, который я проделал через несколько дней в урочище Байбиче и Ой-Шильбэ. Мной было выбрано три участка, наиболее типичных для урожая ели в нарынских ельниках в 1935 г. Урожай ели определялся путем подсчета всех шишек на шеренге деревьев, расположенных по одну сторону от линии намеченного маршрута, а количество ореховок — путем подсчета птиц, замеченных на расстоянии выстрела от этой же линии.

Такая зависимость между распределением чар-карги и урожаем еловых семян имеет одну причину — кормовую, и это подтверждается как анализом содержимого желудков, так и непосредственными наблюдениями. Объемное количество (в кубических сантиметрах) и встречаемость различных видов корма, а также и процентное соотношение их могут быть представлены следующей табличкой.

---

[1] В дальнейшем тянь-шанскую ореховку я буду называть по-киргизски — чар-каргой.

[2] Я оговариваюсь «этого года», так как на елях остаются шишки прошлых лет, но они, конечно, никакого влияния на распределение чар-карги не имеют.

Общее количество желудков 23, время сбора — август и сентябрь 1935 г.

Содержимое желудков	Встречаемость		Объем в см³	
	во скольких желудках	в % от общего колич. желудков	в абс. цифрах	в % от общего количества
Остатки еловых семян	22	95,7	51,95	86,85
Остатки жуков и перепончатокрылых, преимущественно жуков	15	65,2	6,65	11,12
Остатки саранчовых	1	4,3	0,25	0,42
Остатки моллюсков	8	34,8	0,395	0,66
Костянки ягод	6	26,0	0,57	0,95
Камушки	2	8,7	0,01	Тысячные доли процента

Анализ содержимого желудков подтверждает выводы о питании чар-карги, к которым приводят непосредственные наблюдения над распределением и образом жизни этой птицы в ельниках Нарын-тау. Еловые семена не были встречены только в одном желудке чар-карги, в котором были найдены саранчовые.

Эта птица была добыта из небольшой стайки ореховок, перекочевывавших по пустынно-степному склону из ельника в урочище Кара-таш, где был полный неурожай еловых семян и где отдельные единичные шишки были все сброшены и расклеваны чар-каргой к началу августа (9.VIII.1935 г.). Остатки жуков были найдены в большинстве собранных желудков, но во всех из них (за исключением одного) они составляли незначительную примесь к еловым семенам. Тот же самый вывод можно было сделать и из непосредственных наблюдений: очень часто приходилось наблюдать, как ореховки, покончив с расклеванной шишкой и отправившись в лес за новой, останавливались в воздухе, как пустельга, и, высмотрев добычу, падали на землю, ловили какое-нибудь насекомое, а потом опять отправлялись за шишками. Несколько раз я видел ореховок, добывавших каких-то жуков-навозников на Тарагайской тропе. Еще меньшее значение в питании чар-карги имеют моллюски. Главным и основным кормом тяньшаньской чар-карги являются еловые семена, и этот корм отражается даже на внешности чар-карги: у некоторых из них клювы утолщаются вдвое за счет прилипшей смолы.

Семенами ели чар-карга начинает кормиться очень рано и, повидимому, любит мягкие, еще не совсем созревшие семена. Уже в начале августа (10.VIII) все встречавшиеся чар-карги были на елях, под которыми валялось много сброшенных и расклеванных шишек (14.VIII в лесу между Байбиче и Джиргилбаем под одной елью я насчитал 45 шишек, под другой 65 и под четырьмя рядом стоявшими елями — 345). Преимущественное, почти исключительное значение еловых семян для чар-карги заставляло ожидать, что с уничтожением всех нынешних шишек чар-карга куда-то откочует из нарынских ельников. Действительно, в конце октября, по сообщению М. И. Антошина — технорука Нарынского лесхоза, за 10 дней, проведенных им в Нарынской даче, ему не встретилось ни одной чар-карги. Не нашел он также и ни одной нынешней шишки; все они были сорваны и расклеваны чар-каргой.

Клест Loxia curvirostra? tianschanica Laubm

Количество клестов-еловиков в определенной местности настолько сильно связано с урожаем семян хвойных, что Северцов (1873), попавший на Тянь-Шань в год неурожая тяньшаньской ели, совсем не нашел клестов и построил целую теорию для объяснения их отсутствия. В 1915 г. около Нарына, повидимому, было много клестов, так как в этот год за время с мая по декабрь препаратор Доценко собрал для Н. П. Сушкина около 30 клестов (об урожае тяньшаньской ели в этот год ничего неизвестно). Осенью 1935 г. в ельниках Нарын-тау был плохой урожай ели и клестов было немного, но весь август и сентябрь (время, проведенное мною на Нарын-тау) они держались в ельнике, кочуя по участкам, где оставались шишки. К сожалению, эта птичка менее известна местному населению, чем ореховка (Nucifraga caryocatactes rotschildi Hart.), и я не мог получить сведений, когда откочевали клесты из нарынских ельников и не переходили ли они на питание необычными для них кормами.

Трехпалый дятел Picoides tridactylus tianschanicus But.

Никаких других дятлов, кроме трехпалого, в ельниках Нарын-тау я не встречал. Этот дятел, справедливо считающийся типичным представителем бореальной таежной орнитофауны, в нарынских ельниках встречался исключительно на гарях и участках сухостойного леса, где добывал жуков или их личинок. В желудке одного из добытых дятлов оказались исключительно личинки жуков (повидимому, усачей), а у другого — остатки короедов.

Млекопитающие

1. Sorex araneus subsp.?	Обыкновенна по влажным участкам ельников; по дну ущелий и заболоченным луговинам («сазам»).
2. Ursus arctos? leuconyx Sev.	В ельниках редок; чаще — на сыртах
3. Meles meles (L.)	Редок в ельниках
4. Martes foina Erx.	Чаще в скалах, чем в лесу
? Mustela nivalis L.	По Шнитникову (1932) редка в хвойных лесах Семиречья
5. Mustela erminea? ferghanae Thomas	Обыкновенен в ельниках
6. Canis lupus L.	Спускаются в ельники осенью с сыртов
7. Vulpes vulpes (L.)	В ельниках редки
8 Uncia uncia Schreb.	Изредка заходят в ельники
? Otocolobus manul Pall.	Указан Шнитниковым для еловых лесов Тянь-Шаня
9. Cervus canadensis subsp.?	Нередок в урочище Байбиче, Куганды, Ой-Шильбэ
10. Capreolus capreolus (L.)	Многочисленна в еловых лесах
11. Marmota baibacina centralis Thomas	На опушках леса у верхней и нижней границы его
12. Diromys nitedula angelus Thomas	Добыта Шнитниковым (1932) у Нарына
13. Evotomys glareolus frater Thomas	Редка в густом и чистом еловом лесу; обыкновенна по дну лесных ущелий и в россыпях
14. Alticola argentata worthingtoni Miller	По дну лесных ущелий и россыпях
15. Stenocranius gregalis eversmanni Pol.	На полянах в ельниках
16. Apodemus silvaticus (L.)	Внутри ельников и по опушкам
17. Ochotona macrotis Günth.	Внутри ельников, исключительно в россыпях
18. Lepus tolai Pall.	Очень редок в ельниках

Тянь-шаньская лесная полевка Evotomys glareolus frater Thomas

Лесная полевка лишь изредка попадается в густом и чистом еловом лесу и несравненно чаще в тех лесах, где на лесных склонах встречаются осыпи, или там, где дно ущелий завалено камнями и валежником и заросло кустарниками. Самая большая плотность поселений Ev. glareolus frater Thomas совпадает с наибольшей плотностью Alticola argentata worthingtoni; где много одних, там много и других, и наоборот. У нижней границы леса встречается в кустарниках по долинам горных речек, куда лесная полевка выходит, сопровождая выходящую туда ель.

III. ВОЗМОЖНОСТЬ ПОСЕЛЕНИЯ БЕЛКИ В ЕЛЬНИКАХ НАРЫНСКОГО ЕСТЕСТВЕННОГО РАЙОНА

Все сказанное позволяет подойти к вопросу о возможности заселения белкой еловых лесов Тянь-Шаня. Шнитниковым (1935) было высказано мнение, что эти леса представляют «самые благоприятные условия для жизни белки и для быстрого ее размножения, благоприятные как в смысле богатого запаса корма в виде семян ели, грибов и ягод, так и по отсутствию не только каких-либо конкурентов, но даже опасных врагов». В отношении района нарынских ельников, являющегося центральным и самым крупным из южных районов и уступающего по площади лишь Иссык-Кульскому, этот благоприятный прогноз оказался не соответствующим действительности.

Со стороны климата [приняв во внимание, что в ельниках, особенно у верхней границы, будут значительно более суровые (в смысле холода) и более влажные условия, чем в г. Нарыне] белка не встретила бы никаких губительных или особо неблагоприятных черт. В некоторых частях своего ареала белка занимает местности с еще более низкой температурой, чем еловые леса Нарын-тау, и даже не менее сухие (ленточные боры Казахстана). По защитным условиям тянь-шаньская ель (Picea schrenkiana) и леса из нее не только не уступают европейским и сибирским елям (Picea excelsa и Picea obovata) и лесам из этих пород, но даже превосходят их. Тянь-шаньская ель не только на рединах и прогалах, но и внутри леса напоминает пихту по густоте охвоения. Даже в старых совершенно сомкнутых насаждениях, сомкнутых настолько, что травяной покров почти отсутствует, деревья не очищены от сучьев почти до земли. В силу этого еловые леса, несмотря на их мелкоостровной, колковый характер, в защитном отношении оказались бы очень благоприятными для белки.

Столь же благоприятным для нее оказалось бы очень незначительное количество возможных врагов. В тяньшаньских ельниках нет ни соболя (Martes zibellina), ни ястреба-тетеревятника (Astur gentilis), нет, повидимому, и лесной куницы (Martes martes), нет, таким образом, ни одного из наиболее серьезных врагов белки. Только куница-белодушка (Martes foina) да большой зимняк (Buteo hemilasius) могли бы оказаться ее врагами. Но куница-белодушка (Martes foina) настолько малочисленна и связана больше со скалами и россыпями, чем с деревьями, что большого вреда, вероятно, принести бы белке не могла. Вряд ли большим врагом явился бы и зимняк, в основном добывающий себе пищу на земле. В ельниках Нарын-тау зимняки придерживаются, главным образом, полян с колониями узкочерепных полевок (Stenocranius gregalis eversmanni).

Неблагоприятным и решающим обстоятельством являются кормовые условия. Как уже было указано, в ельниках Нарын-тау урожай семян ели оказался плохим два года подряд — и в 1934 (Наумов,

1934, in litt.) и в 1935 г. Хороший урожай, повидимому, бывает очень редко, и если и наблюдается, то захватывает небольшие отдельные участки, как это было и в 1935 г. Конкурент же белки Nicifraga caryocatactes rotschildi Hart. настолько многочисленен в нарынских ельниках что к концу сентября 1935 г. почти все шишки в лесах Нарын-тау были сорваны и расклеваны чар-каргой (N. c. rotshildi). Помимо этого, чар-карга с конца лета становится бродячей, кочующей птицей и быстро находит участки с хорошим или относительно хорошим урожаем ели, где и скапливается в большом количестве, пока не прикончит все шишки, откочевывая после этого на новые места. В 1935 г. к концу октября в ельниках Нарын-тау и Атбаш-тау не оставалось на деревьях ни одной шишки, а в лесах ни одной чар-карги. Несомненно, что они переместились в другие районы распространения ели на Тянь-Шане (вероятно, в Иссык-Кульский).

Вследствие исключительного однообразия лесных пород, составляющих нарынские темнохвойные леса (одна Picea schrenkiana), и очень небольшого количества грибов[1] белка не могла бы найти себе зимой в неурожайный год никакого другого корма, кроме еловой почки.

Однако, как показали наблюдения в Северном крае (осенью и зимой 1935 г.), белка, у которой единственным кормом осталась еловая почка, откочевывала из районов, охваченных неурожаем. Аналогичным образом, вероятно, вела бы себя белка, переселенная в нарынские ельники, в случае неурожая семян на тяньшаньской ели.

Несомненно, что в условиях разобщенности нарынских еловых колков процент гибели белок при перекочевывании был бы гораздо большим, чем в условиях непрерывных лесов Северного края. Конечная же цель — достижение урожайности участков, вероятно, не была бы достигнута вследствие того, что неурожай ели захватывает почти все леса Нарынского района (наблюдения 1935 г.), а также вследствие уничтожения еловых семян чар-каргой (N. c. rotshildi). Перебраться же в соседний Иссык-Кульский район белке очень трудно и вряд ли возможно, так как ей пришлось бы преодолевать каменистые безлесные пространства и снеговые хребты. Этот вывод о непригодности нарынских лесов для переселения в них белки нельзя отнести к ельникам Иссык-Кульского района, отличающимися от Нарынского и от всех остальных районов распространения ели в Средней Азии лучшими условиями произрастания (Дзенс-Литовская, 1933) и наибольшей площадью (360478 га). Вопрос о возможности заселения их белкой может быть решен лишь после изучения экологических особенностей этих лесов и их животного мира.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вилькинс А., Изв. О. Л. Е. Э. и А., 1886. — 2. Дзенс-Литовская Н. И. Материалы для изучения еловых лесов Киргизской республики. Труды ИНИЛ, 1933. — 3. Родин, Ельники Джунгарского Ала-тау. Сб. Геоботаника, 1933. — 4. Родин, Изв. Русск. геогр. о-ва, 1934. — 5. Наумов С. П., Краткие данные к вопросу об акклиматизации белки в еловых лесах Нарынского и Атбашинского районов Киргизской республики, 1934 (рукопись). — 6. Северцов Н. А, Путешествия по Туркестану и исследование горной страны Тянь-Шаня, 1873. — 7. Формозов А. Н., Бюлл. Н.-и. ин-та зоологии Моск. ун-та, 1933. — 8. Формозов А. Н., Наумов И. П. и Кирис И. Д., Экология белки, 1934. — 9. Шнитников В. Н., ДАН 1932. — 10. Шнитников В. Н., Животный мир Казакстана, ч. 1—II, 1934/1935.

---

[1] Хорошо известно, что грибы занимают очень важное значение в питании белки и в некоторых местах (ленточные боры) немногим уступают семенам хвойных. В нарынских ельниках из грибов очень редко встречались рыжики и несколько чаще какие-то другие, еще не определенные.

AN ECOLOGICAL SKETCH OF THE FIR-TREE WOODS OF NARYN-TAU (CENTRAL TIEN-SHAN) AND THE POSSIBILITY OF THE SQUIRREL'ACCLIMATIZATION IN THOSE WOODS

By S. V. Kirikov

In giving an account of fir-tree woods and of some peculiarities of mountain coniferous woods, the author dwells on the seed-bearing of the fir-tree Picea schrenkiana. In describing birds and mammals he centres his attention only on those of them which may become competitors or enemies of the squirrel in case of its introduction into the fir-woods of Naryn-tau. The author points out on the existence of a direct dependence between the distribution of the Tien-Shan Nutcracker N. c. rotschildi and the crops of P. schrenkiana seeds in the fir-tree woods of Naryn-tau (Central Tien-Shan). Such a dependence is to be explained by an exceptional significance of fir-seeds in this bird's nutrition.

It was suggested by Shnitnikov (1935), that the fir-woods of the Tien-Shan afford «the most favourable conditions for the life of the squirrel and its rapid multiplication». This conclusion cannot be applied to the region of Naryn fir-woods. No good crops of fir-seeds have been observed in the above woods and, apparently, occur there but very rarely.

Among the squirrel's competitors N. C. rotschildi are so numerous that by October, 1935, the fir-seed crops had been completely destroyed by those birds. Owing to the fact that the fir-woods of this region are composed solely of P. schrenkiana, and mushrooms are found only in a very small quantity, the squirrels would not get there in any other food except fir-buds. Observations carried out in the Northern district have shown, however, that squirrels cannot subsist on such a food and have to migrate, that would cause their destruction due to the isolated position of the Tien-Shan fir-tree woods.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVIII 1939 г. ВЫП. 1

МАТЕРИАЛЫ К ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОМУ ИЗМЕРЕНИЮ ВЕСА НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ОТР. PASSERRIFORMES

Кафедра зоологии позвоночных МГУ

А. Г. Банников

Хотя вопросу роста птиц посвящено немало работ, большинство их относится к домашним породам и промысловым видам. Насколько мне известно, сравнительных работ, освещающих рост представителей многочисленной группы Passerriformes, до сих пор не было. Это обстоятельство заставило меня опубликовать небольшой материал по постэмбриональному росту некоторых представителей этого отряда.

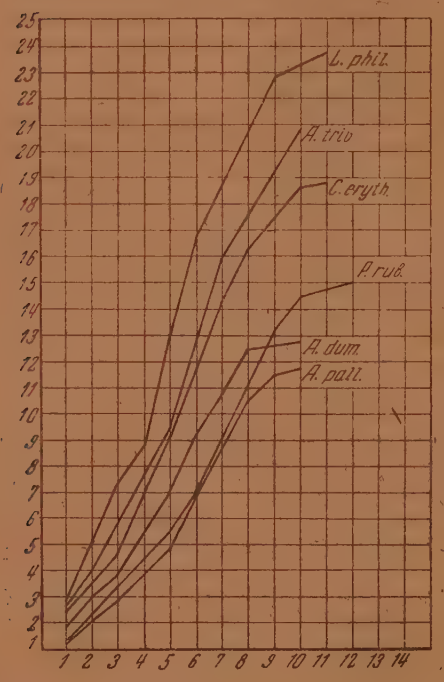

Рис. 1. Вес птенцов шести видов воробьиных (на ординате вес в граммах, на абсциссе возраст в днях)

Работа производилась в природных условиях 1933—1934 гг. в 35 км от Москвы по Западной ж. д. Был выбран наиболее легкий для работы период постэмбрионального роста — пребывание в гнезде. Птенцы помечались в гнездах с момента их вылупливания из яиц и по каждому птенцу проводились индивидуальные записи веса тела.

Взвешивание производилось ежедневно в одно и то же время (17-18 часов), т. е. примерно при однородных условиях наполнения желудка. Всего было взвешено 107 птенцов из 26 гнезд 6 видов: чечевица ((Carpodacus erythrinus (Pall.) из четырех гнезд — 18 птенцов; лесной конек (Anthus trivialis (L.) из пяти гнезд — 19 птенцов; болотная камышевка (Acrocephalus pallustris (Bech.) из трех гнезд — 13 птенцов; садовая камышевка (Acrocephalus dumetorum (Blyth) из семи гнезд — 29 птенцов; соловей (Luscinia philomela (Bech.) из четырех гнезд — 17 птенцов; луговой чеканчик (Pratincola rubetra (L.) из трех гнезд — 11 птенцов.

Все приводимые ниже сведения основаны на средних данных.

При первичной примитивной обработке собранного материала путем построения графика изменений веса по возрасту в днях (рис. 1) оказалось, что от первого дня постэмбрионального роста до момента вылета птенцы увеличивают свой рост в среднем в 9 раз (чечевица — 9,

лесной конек — 8,5, болотная камышевка — 8,9, садовая камышевка — 7,1, соловей — 9,1, луговой чеканчик — 11,5).

Чем больше вес птицы в первый день постэмбрионального развития, тем больше среднее ежедневное прибавление птенца в весе; если, например, соловей весит в начале постэмбрионального периода 2,6 г, а болотная камышевка — 1,3 г, то в последний день пребывания в гнезде соловей весит 23,8 г, а болотная камышевка 11,5 г; таким образом отношение начальных и конечных весов у этих двух видов (2,6 : 1,3 и

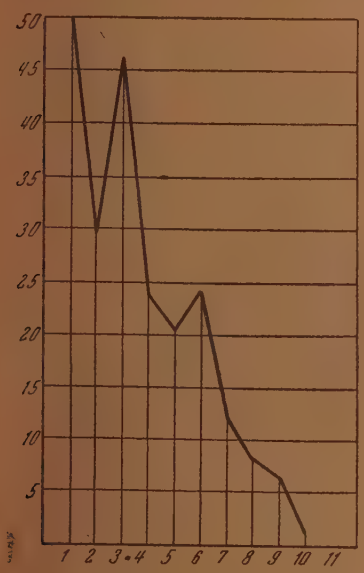

Рис. 2. Удельная скорость роста чечевицы

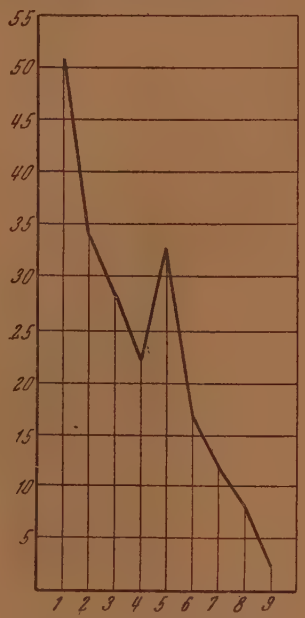

Рис. 3. Удельная скорость роста лесного конька

23,8 : 11,5) равно примерно двум. Такую же картину мы наблюдаем при сопоставлении и других видов.

Если откинуть небольшие колебания в периодах пребывания в гнезде, которые могут быть равны одному дню даже у одного и того же вида, то можно сказать, что основная причина в различии в весе у вылетающих птенцов близких форм — различные размеры эмбриона и неодинаковая интенсивность роста. Общая интенсивность роста в значительной мере может обусловливаться внешними факторами (питанием, температурой и т. д.). Продолжительность эмбрионального развития тесно связана с размерами взрослой формы: обычно более крупная птица имеет более крупные яйца, которые требуют продления эмбрионального периода. Бо́льшие размеры взрослой формы могут вести к продлению постэмбрионального роста, что замедляет сам процесс. В большинстве случаев продление периода роста не имеет преимуществ, так как наиболее неустойчив в борьбе за существование молодняк. Все это не может не играть роли в процессе видообразования. Наибольшая в данном случае по размерам птица соловей (22,3—26,0 г) несет наибольшие по размерам яйца (максимум 24,1 × 16,5), что приводит к незначительному увеличению эмбрионального и постэмбрионального периода по отношению к наименьшим в нашем материале размерам взрослой формы и яиц у болотной и садовой камышевок. (У болотной камышевки вес взрослой формы 10,6—11,8 г, размеры яиц максимум 20,2 × 14,9 мм, у садовой камышевки вес взрослой фор-

мы 9,8—11 г, размеры яиц максимум 19 × 13,9 мм). Однако нужно сказать, что у больших по размеру взрослых форм не всегда бо́льшие яйца, иногда откладывается бо́льшее их число. Это мы видим в некоторой степени на примере лугового чеканчика, который, имея яйца, почти равные яйцам болотной камышевки (максимум 20,4 × 15,2 — чеканчик, максимум 20,2 × 14,9 — болотная камышевка), и будучи сам большего размера (16,3 — 17,5 г против 10,6 — 11,8 г), несет их в числе 6-7, в то время как болотная камышевка несет обычно в числе 4-5 штук.

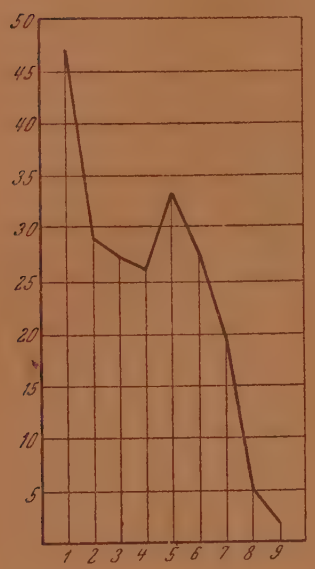

Рис. 4. Удельная скорость роста болотной камышевки

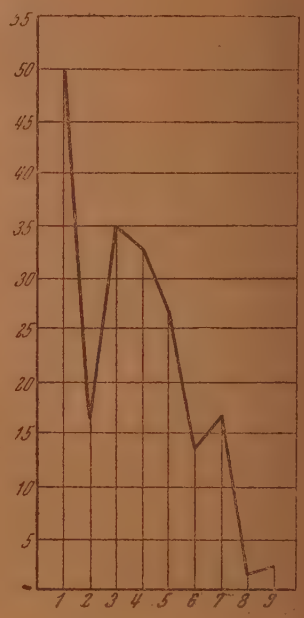

Рис. 5. Удельная скорость роста садовой камышевки

Необходимо также отметить, что рост особей из разных гнезд и индивидуумов в гнездах у одного и того же вида сходны.

В графиках процентного прироста (рис. 2—7) на ординате отложены проценты, вычисленные по формуле Броди

$$R = \frac{\nu_2 - \nu_1}{\frac{1}{2}(\nu_1 + \nu_2)} \cdot 100,$$

на абсциссе — возраст в днях. (Формула эта для постэмбрионального роста при небольших скоростях дает небольшие ошибки и вполне применима.) График всех шести видов имеет много общего. Наибольшая удельная скорость роста наблюдается у всех в первый день. У лугового чеканчика она достигает 55,4%, у болотной камышевки — 47% (наименьшая). Удельная скорость роста на второй же день резко падает, достигая у садовой камышевки лишь 15,3% и не превышая 43,8%, как это наблюдается у соловья. На третий день удельная скорость роста может опять резко повышаться (у чечевицы и садовой камышевки), достигая у чечевицы 47%, т. е. лишь на один процент меньше удельной скорости роста в первый день. В других случаях продол-

жается падение удельной скорости роста, достигая лишь 24% у лугового чеканчика (максимум падения) и 30,4% у соловья (минимум падения). На четвертый день у всех наблюдается падение удельной скорости роста, могущей опять резко повышаться на 5-й день (у болотной камышевки, лесного конька и лугового чеканчика). У последнего удельная скорость роста повышается и на 6-й день, достигая 30%, в то время как у остальных видов она опять падает минимум до 10,9% (у соловья). На 7-й день, за исключением садовой камышевки,

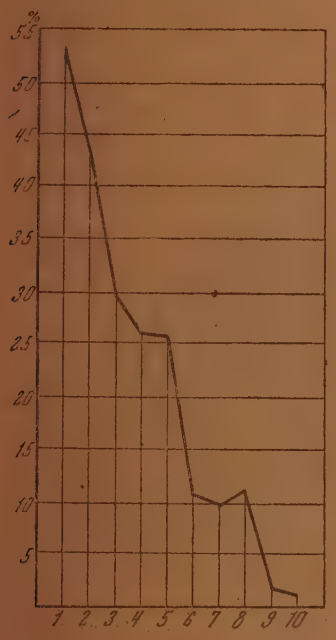

Рис. 6. Удельная скорость роста соловья

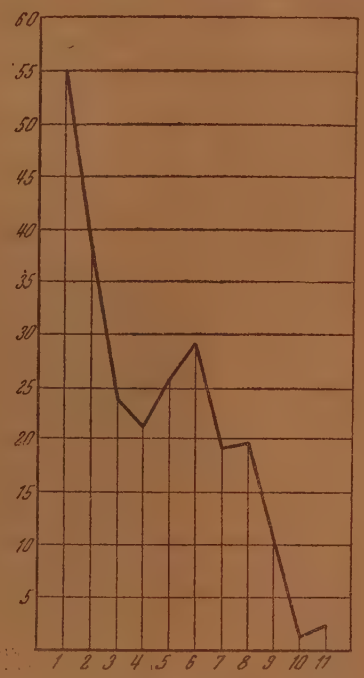

Рис. 7. Удельная скорость роста лугового чеканчика

у которой происходит повышение удельной скорости роста до 17%, у всех видов удельная скорость роста падает на незначительный процент (у лугового чеканчика и соловья), что предшествует повышению на 8-й день удельной скорости роста с этих двух видов (до 18% против 17,8% у лугового чеканчика и 11,6% против 9,8% у соловья). На 9-й день у садовой камышевки наблюдается опять повышение удельной скорости роста (до 2,3% против 0,8% на 8-й день), и на этом птенцы из гнезда вылетают. У двух других видов, развитие которых в гнездах также кончается (болотная камышевка и лесной конек), удельная скорость роста падает. На 10-й день заметно падение удельной скорости роста у оставшихся трех видов, причем чечевица и соловей на этом также кончают свое развитие в гнездах. У лугового чеканчика на 11-й день, т. е. день вылета, удельная скорость роста повышается до 2% (против 0,8% на 10-й день).

Таким образом у всех видов резкое падение удельной скорости на 2-й день сменяется подъемом на 3-й день (садовая камышевка и чечевица) или в 5-й день (болотная камышевка, лесной конек и луговой чеканчик). Не испытывает падения удельной скорости роста только соловей, у которого мы замечаем на 5-й день лишь сильное замедление падения удельной скорости роста. Затем у всех форм продолжается падение удельной скорости роста, идущей или до конца пребыва-

ния в гнезде (болотная камышевка, лесной конек), или же наблюдается вторичный подъем на 6-й день (садовая камышевка), 7-й день (чечевица) и 8-й день (луговой чеканчик и соловей), причем у последнего это единственный подъем удельной скорости роста.

Очевидно эти периоды затухания роста связаны с периодами более интенсивного формообразования. Так, например, падение удельной скорости роста на 2-й день отвечает по всей вероятности усиленной дифференцировке оперения, что особенно хорошо заметно на примере садовой камышевки, у которой наиболее велико падение удельной скорости роста и наиболее слабо оперены птенцы. Наименее это заметно у соловья: у него наименьшее падение удельной скорости роста и наибольшая оперенность птенцов. Окончательно оперяются птенцы у всех видов на 6—8 день (луговой чеканчик 9-й день). Вторичное падение, а затем подъем удельной скорости роста возможно имеет некоторую связь с тем, что именно в это время (4-й, 5-й день, луговой чеканчик 6-й день) птенцы открывают глаза.

Константа роста, вычисленная для периода постэмбрионального роста птенцов в гнезде по формуле И. И. Шмальгаузена

$$K = \left(\frac{\lg v_1 - \lg v}{0{,}4343\,(t_1 - t_2)} \right) t,$$

оказалась очень велика (по сравнению, например, с константой роста курицы, у которой она в первые недели равна 1,72). Так для чечевицы константа роста равна 3,24, лесного конька — 3,32, болотной камышевки — 3,54, садовой камышевки — 3,07, соловья — 2,96, лугового чеканчика — 3,23.

Здесь намечается некоторое падение константы роста по мере увеличения размеров птицы. Но слишком малый материал не дает основания для сколько-нибудь определенных выводов, тем более, что вычисляемая константа роста зависит от продолжительности эмбрионального периода. При колебании эмбрионального периода хотя бы на один день, что наблюдается очень часто даже у одного и того же вида, константа значительно меняется.

Удельная продуктивность роста, вычисленная путем суммирования скоростей роста, определенных через равные промежутки времени (по Шмальгаузену), по видам равна: у чечевицы — 2,69, лесного конька — 2,12, болотной камышевки — 2,21, садовой камышевки — 1,96, соловья — 2,21, лугового чеканчика — 2,44, т. е. колебание не очень велико, и в среднем удельная продуктивность роста равняется 2,27.

В заключение отмечу, что к моменту вылета птенцы или перерастают взрослых птиц по весу (садовая и болотная камышевки), или равны (соловей) им по весу, или же не достигают веса взрослых птиц (лесной конек, чечевица, луговой чеканчик), что связано, очевидно, с различным характером питания этих видов.

Выводы

1. Рост птенцов одного гнезда и различных гнезд одного и того же вида варьирует очень незначительно.

2. За гнездовой период птенцы увеличивают в весе в среднем в 9 раз.

3. Отношение веса эмбриона к весу взрослой формы примерно одинаково у всех обследованных видов.

4. В постепенном падении удельной скорости роста наблюдаются резкие скачки, связанные с усиленным процессом морфогенеза (развитие пера и т. д.).

5. Константа роста всех обследуемых видов очень велика и равна в среднем 3,22.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алпатов В. В., Среда и рост животных. Сб. работ «Рост животных». М.-Л. 1935. — 2. Филипченко Ю. А., Экспериментальная зоология. М. 1932. — 3. Шмальгаузен И. И., Определение основных понятий и методика исследования роста. Сб. работ «Рост животных». М.-Л. 1935. — 4. Он же, Рост и общие размеры тела в связи с их биологическим значением. Сб. работ «Рост животных». М.-Л. 1935. — 5. Он же, Рост и дифференцировка. Сб. работ «Рост животных». М.-Л. 1935.

SOME MATERIALS ON THE POST-EMBRYONIC DFVELOPMENT OF A FEW REPRESENTATIVES OF THE ORDER OF PASSERIFORMES

By A. G. Bannikov

Summary

The work was carried out under natural conditions, in the years 1933—34, at 35 km. from Moscow. The period of the young bird stay in the nest was chosen for the work. Individual records of the body weight were taken on each nestling, the weighings being made under uniform conditions of the filling of stomach, at the same time of the day (5—6 p. m.).

A total of 107 young birds from 26 nests was weighed. They belonged to the following six species: Carpodacus erythrinus (18 birds from 4 nests), Anthus trivialis (19 birds from 5 nests), Acrocephalus palustris (13 birds from 3 nests), Acrocephalus dumetorum (29 birds from 7 nests), Luscinia philomela (17 birds from 4 nests) and Pratincola rubetra (11 birds from 3 nests).

The growth of the young from one nest and from different nests of the same species varies but wery slightly, the young birds increasing on the average nine times in the course of the nesting period.

The ratio of the embryo's weight to that of the adult form was approximately alike in all species examined. Abrupt jumps are seen to occur in the gradual fall of the relative growth rate, a fact connected with an intensified process of morphogenesis (the development of the feather, etc.).

The growth constant of all species investigated proves to be very high, its average amounting to 3.22.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVIII 1939 г. ВЫП. 1

О ЗУБАХ ЧЕРНОМОРСКОГО ДЕЛЬФИНА-БЕЛОБОЧКИ DELPHINUS DELPHIS PONTICUS BARABASCH

И. Ф. Трюбер

ВНИРО — лаборатория морских млекопитающих

Зубная система морских млекопитающих и в частности китообразных с давних пор привлекает внимание исследователей.

Это объясняется тем, что характер преобразований и пути развития зубной системы в их историческом разрезе представляют интерес с точки зрения происхождения морских млекопитающих.

Многие вопросы данной проблемы разрешены и не вызывают сомнений. Однако наряду с этим имеются спорные или невыясненные пункты. Поэтому всякие новые данные, касающиеся зубной системы морских млекопитающих, могут быть использованы для решения тех или иных вопросов как филогенеза, так и онтогенеза.

Автор данной статьи приводит здесь те данные, которые им были получены при исследовании черепов D. delphis ponticus для решения вопросов изменчивости (24) и по ряду данных приводит свои суждения.

Исследование зубной системы белобочки производилось на черепах серии (в количестве 70 экземпляров), добытой экспедицией ВНИРО в 1933/1934 г.

Череп новорожденного животного характеризуется отсутствием прорезавшихся зубов (на необделанном черепе). Зубы прекрасно развиты, но скрыты под слизистой оболочкой десен. При этом зубы верхней челюсти развиты лучше (крупнее) зубов нижней челюсти. Учитывая, что у взрослых животных зубы приблизительно равных размеров в обеих челюстях и сопоставляя это обстоятельство со сказанным выше, можно предположить, что зубы верхней челюсти прорезаются раньше зубов нижней челюсти [1].

Зубы заднего участка челюстей в черепе новорожденных развиты лучше зубов переднего участка, по мере удаления к переднему концу челюстей зубы развиты все хуже и хуже (мельче).

У взрослых животных в большинстве случаев зубы, исключая самого переднего участка челюстей, на всем протяжении челюстей равных размеров. Можно предположить, что вначале прорезаются зубы на заднем, затем на среднем и позднее на переднем участке челюстей.

Количество зубов, скрытых под слизистой оболочкой десен у новорожденных, равно 45 (в половине каждой челюсти). Максимальное количество зубов, у взрослых животных в нашем материале доходит до 51, что для полной зубной формулы составляет 204. Тот же показатель количества зубов у взрослых Delphinus delphis L. приводит Кюкенталь (7). Между тем Мальм (16) и Силантьев (23) в своих работах

[1] Не удалось проследить момент и характер прорезания зубов. Удалось лишь установить, что зубы прорезаются в первый год жизни и полная зубная формула имеется у годовиков (т. е. в возрасте от одного года до двух лет).

по черноморскому дельфину-белобочке приводят иную цифру, а именно — от 160 до 240.

Много разногласий существовало во взглядах на истинный ход исторического развития и преобразование зубной системы млекопитающих вообще и китообразных, в частности.

Лишь, так называемая, притуберкулярная теория Копа (1874) (8), дополненная Осборном (1888) (17), и позднейшие палеонтологические и эмбриологические исследования Кюкенталя (1893) (7), Абеля (1911 и 1919) (1,2), Вебера (1927/1928) (4), Лехе (10—15) и Бока (3) внесли ясность в понимание преобразований зубной системы млекопитающих и в частности Cetacea. В настоящее время имеется цельное, стройное представление об этих изменениях, и можно приблизительно восстановить ход преобразований в их историческом разрезе. Для ясности понимания тех данных, которые будут приведены ниже, необходимо кратко остановиться на истории преобразований зубной системы.

Примитивная зубная система предков и древнейших млекопитающих ныне представлена в виде высокодиференцированной зубной системы у современных млекопитающих.

Изменения в зубной системе от предков и древних млекопитающих до ныне живущих млекопитающих происходили путем усложнения формы зубов, уменьшения количества их и путем замены многорядности и многосменности однорядностью и двусменностью функционирующих зубов.

Предком Cetacea, по мнению Кюкенталя (7), Абеля (1), М. Вебера (5), как известно, следует считать хищных млекопитающих. Как у древнего кита Protocetus avatus, так и у древнего хищника Creodontia имеется одинаковая гетеродонтная зубная система, а именно:

$$\frac{3J + 1c + 4P + 3M}{3J + 1c + 4P + 3M} = 44.$$

Гретер (10) считает предком Cetacea насекомоядных. Все же этот вопрос до си[illegible]ательно не разрешен.

[illegible]о, что преобразования зубной системы у Cetacea и в частности у [illegible]phis L. шли еще более сложным путем, чем это имело место у остальных.

[illegible] сводились в основном к упрощению формы зубов (возврат к исход[illegible]к увеличению (у одних Cetacea) или к уменьшению (у других Cetacea) [illegible]ов. Одновременно происходило закрепление одного ряда — I Denti[illegible]х китов) функционирующих зубов или полная атрофия их (у без-

[illegible]ение формы зубов, т. е. превращение сложного зуба в простой коничеисходило или путем потери многобугорчатости и многовершинности, или [illegible]деления многобугорчатых и многокорневых зубов на отдельные участки — [illegible]леднее привело к увеличению количества зубов. Одновременно с этим [illegible]ло увеличение длины челюстей и появление новых зубов.

[illegible]ьшение количества зубов происходило путем слияния многокорневых зу[illegible]евращение нескольких в один зуб.

[illegible] понимания перехода от полифиодонтизма зубной системы древних пред[illegible]ногосменяемости и многорядности) к диофиодонтизму у современных млеко[illegible]щих (двусменности и двурядности) и к монофиодонтизму у современных зуба[illegible]китов (однорядности) необходимо обратиться к рассмотрению схемы Лехе. [illegible] По работам Лехе (9) у близких предков млекопитающих функционирующими являлись зубы четырех рядов, которые он именует и располагает следующим образом: I, или прелактиальный, ряд, являющийся наиболее древним, лежит кнаружи; II, или лактиальный, ряд, являющийся у ныне живущих млекопитающих молочным рядом зубов, лежит внутрь от предыдущего; III, или перманентный, ряд, являющийся у ныне живущих млекопитающих заменяющим (постоянным) рядом зубов, лежит внутрь от предыдущего; IV, или постперманентный, ряд, являющийся наиболее молодым, лежит внутрь от предыдущего.

Таким образом у ныне живущих наземных млекопитающих исчезли зубы I и IV рядов и сохранились зубы II и III рядов. У ныне живущих зубатых китов исчез еще один ряд зубов, так как функционирующими являются лишь зубы одного ряда, хотя и закладываются, по работам Кюкенталя (7), М. Вебера (5), зубы двух рядов.

У беззубых китов исчезли зубы всех четырех рядов, функционирующие зубы отсутствуют, хотя и закладываются, как указывают те же авторы, зубы двух, а иногда и трех рядов.

Относительно того, зубы какого ряда у зубатых китов и в частности у дельфина сохранились как функционирующие и зубы какого ряда или рядов исчезли, мнения ученых расходятся.

По работам Кюкенталя (7) функционирующими являются зубы II, лактиального, ряда (соответствуют молочным зубам современных млекопитающих), а зубы III,

перманентного, ряда (соответствуют постоянным зубам современных млекопитающих) исчезли, хотя и закладываются внутрь от функционирующих, но не развиваются.

По работам Абеля (1), наоборот, функционирующими являются зубы III, перманентного, ряда, а зубы II, лактиального, ряда полностью исчезли. Того же взгляда придерживается и Лехе (13). По работам М. Вебера (4) функционирующими являются зубы обоих рядов, которые одновременно закладываются, но пробиваются в один общий ряд.

Кюкенталь (7) в доказательство своей точки зрения о том, что у зубатых китов функционирующими являются зубы лактиального ряда, приводит следующий факт.

В задней части нижней челюсти Phocaena commun. им был обнаружен маленький зуб, сидящий внутрь от функционирующего и сросшийся с ним в основании. Кюкенталь (7) относит функционирующий к зубам лактиального ряда, а маленький, добавочный, сидящий внутрь от функционирующих, — к зубам перманентного ряда.

В одном из черепов коллекции, которая была использована для целей настоящих исследований, имеет место факт, аналогичный описанному выше, с той лишь разницей, что добавочный зуб был обнаружен не внутрь, а кнаружи от функционирующих.

В задней части верхней челюсти взрослого дельфина было обнаружено четыре парных зуба, из которых четыре зуба расположены в ряду функционирующих и по величине нормальных, а четыре зуба, расположенные кнаружи от предыдущих и вне ряда функционирующих зубов, образуют свой особый ряд. По величине они несколько меньше нормальных зубов. Каждый зуб такой пары (из которых один зуб из числа функционирующих и одни зуб из числа добавочных) имеет отдельную вершину, оба вместе имеют общ[illegible]щее широкое основание со следами спайки двух о[illegible]

Если считать зубы функционирующего ряд[illegible]кенталя (7), зубами лактиального ряда, тогд[illegible]лежащие кнаружи, следует отнести к зубам [illegible] Однако последнее едва ли возможно, поскольк[illegible] как наиболее древний, отсутствует даже у древ[illegible]щих.

Остается предположить, что функционирующими у де[illegible]ются зубы перманентного ряда, а дополнительные явля[illegible] лактиального ряда. Этим самым оспаривается правильн[illegible] Кюкенталя (7) и подтверждается взгляд Абеля (1), но с[illegible] зубы лактиального ряда не исчезли окончательно, как [illegible] Абель (1), а иногда закладываются, но остаются недоразвиты[illegible]

Суммируя данные Кюкенталя (7) и приведенные в настоящ[illegible]боте, можно предположить, что у зубатых китов, в том числе и у[illegible]фина, функционирующими являются зубы перманентного ряда. К[illegible] того, могут закладываться зубы лактиального и постперманентного рядов.

В доказательство того, что гомодонтная зубная система зубатых китов происходит от гетеродонтной зубной системы предков, Кюкенталь (7) приводит следующий факт: в средней и задней частях челюстей дельфина им были обнаружены парные зубы. При этом в одних случаях два зуба были расположены в ряду функционирующих, оба нормальной величины, сидели в общей альвеоле, на общем широком основании, но имели раздельные вершины. В других случаях два зуба имели раздельные альвеолы, основания и вершины, но сидели очень близко друг к другу. В обоих случаях две вершины парных зубов заходили в промежуток между двумя вершинами зубов другой челюсти при замыкании. Кюкенталь подчеркивает при этом, что парные зубы им были обнаружены только в средней и задней частях челюстей, т. е. там, где когда-то могли быть коренные зубы.

В черепах коллекции, используемой для настоящих исследований, были обнаружены аналогичные зубы с той лишь разницей, что пар-